ACES LIBRARY

Evening and Labor.

LIBRARY
OF THE
University of Illinois.
CLASS BOOK. VOLUME.
5805 F 84
Accession No. BIOLOGY

Digitized by the Internet Archive
in 2019 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign

https://archive.org/details/floraoderbotanis84unse

ACES LIBRARY
ACES LIBRARY

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

84. BAND. — ERGÄNZUNGSBAND ZUM JAHRGANG 1897.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

Mit IX Tafeln, einem Bildniss und 59 Textfiguren.

MARBURG.

N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.

1897.

Inhaltsverzeichniss.

I. Abhandlungen.

	Seite
BEHRENS, Dr. J., Ueber Regeneration bei den Selaginellen	159
DINGLER, Hermann, Die Vorgänge bei der sog. Braun'schen Zwangsdrehung	249
FAMILLER, J., Ueber die ungeschlechtliche Vermehrung von Campylopus flexuosus (L.) Brid.	174
GOEBEL, K., Julius Sachs	101
KAMERLING, Z., Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen	1
KLEINE MITTHEILUNGEN: Nomenclaturregeln für die Beamten des Kgl. Botan. Gartens und Museums zu Berlin	177
LABORATORIUMSNOTIZEN: Einige Apparate für physiologische Demonstrationen und Versuche von Hansen	352
MAGNUS, P., Uredo Goebeliana P. Magn. n. sp.	176
MERZ, M., Untersuchungen über die Samenentwickelung der Utricularieen	69
MEYER, Arthur, Studien über die Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Bacterien, ausgeführt an Astasia asterospora A. M. und Bacillus tumescens Zopf	185
MÜLLER, Fritz, Ein Fall von Naturauslese bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung	96
SCHMIDLE, W., Zur Entwickelung einer Zygnema und Calothrix	167
SCHOSTAKOWITSCH, Dr. W., Einige Versuche über die Abhängigkeit des Mucor proliferus von den äusseren Bedingungen	88
STEINBRINCK, C., Der hygroskopische Mechanismus des Laubmoosperistoms	131
WÄCHTER, W., Beiträge zur Kenntniss einiger Wasserpflanzen	343
— Jenmania Goebelii, eine neue Flechtengattung	349

II. Abbildungen.

A. Tafeln.

Tafel I—III zu Kamerling, Marchantiaceen.
Tafel IV zu Schostakowitsch, Mucor proliferus.
Tafel V zu Schmidle, Zygnema und Calothrix.
Tafel VI zu Meyer, Astasia asterospora A. M. und Bacillus tumescens Zopf.
Tafel VII—IX zu Dingler, Vorgänge bei der sog. Braun'schen Zwangsdrehung.

B. Bildniss

von Julius Sachs.

45163

C. Textfiguren.

34 Fig. zu Merz, Untersuchungen über die Samenentwickelung der Utricularieen.
13 Fig. zu Steinbrinck, Der hygroskop. Mechanismus des Laubmoosperistoms.
2 Fig. zu Familler, Campylopus flexuosus.
2 Fig. zu Magnus, Uredo Goebeliana P. Magn. n. sp.
3 Fig. zu Wächter, Jenmania Goebelii.
5 Fig. zu Hansen, Laboratoriumsnotizen.

III. Litteratur.

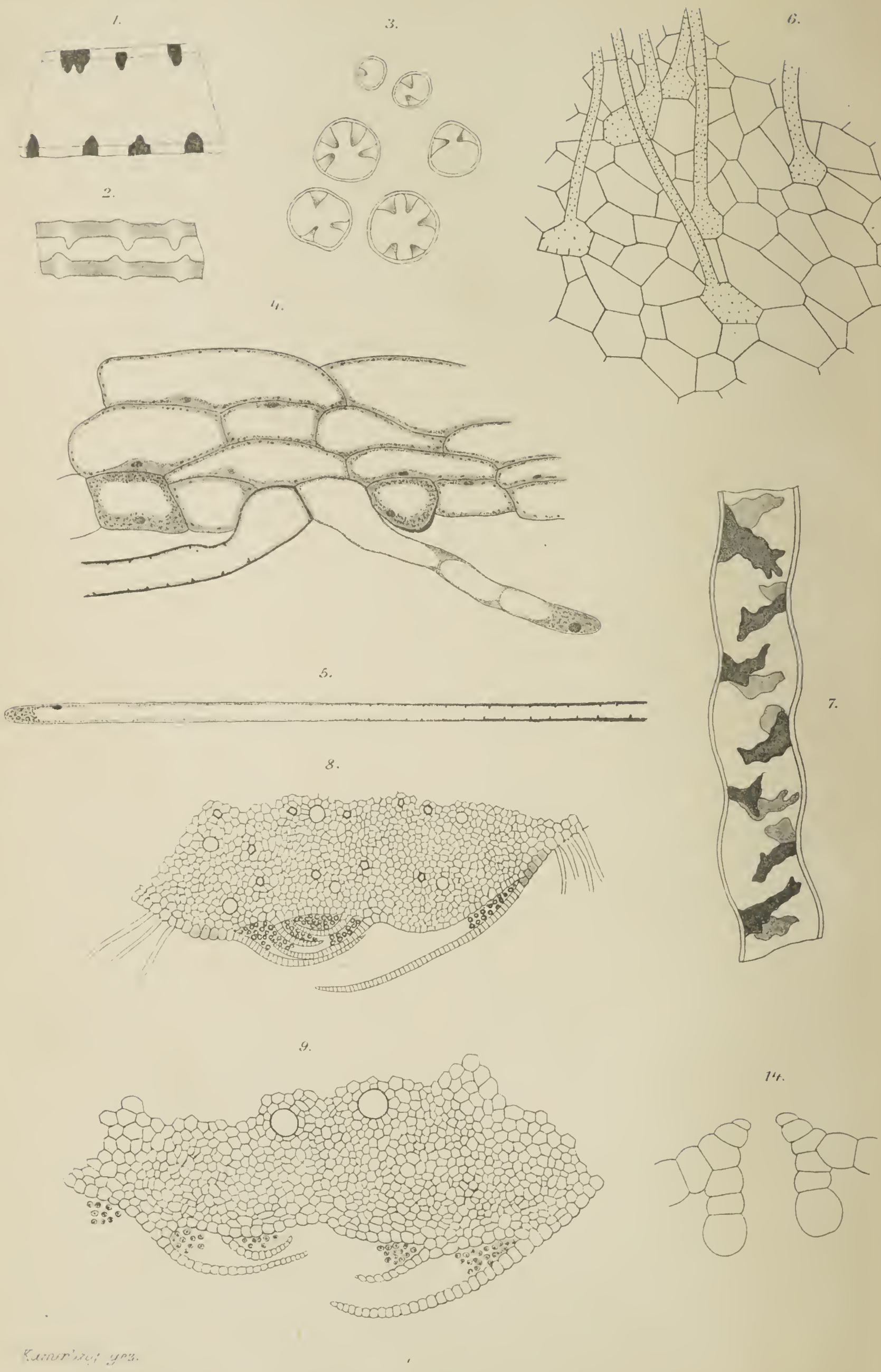
	Seite
FISCHER, Prof. Dr. Alfred, Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bacterien	99
— Vorlesungen über Bacterien	357
MIGULA, Dr. W., System der Bacterien	182
MOLISCH, Prof. Dr. Hans, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen	358
SCHUMANN. Prof. Dr. K., und GILG, Dr. E., Das Pflanzenreich	99

IV. Eingegangene Litteratur:

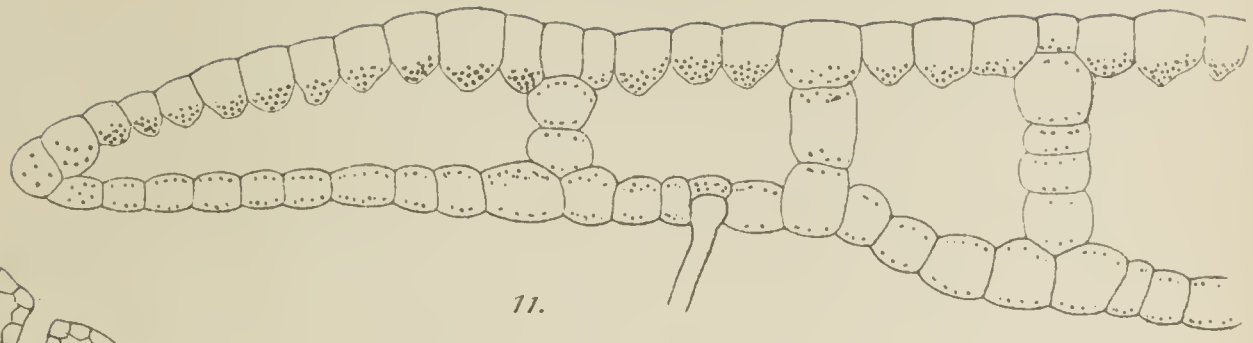
S. 183, 359.

Heft I (S. 1—100) erschien am 5. Juni 1897, Heft II (S. 101—184) am 30. Juli 1897, Heft III (S. 185—360) am 27. Oktober 1897.

LIBRARY
OF THE

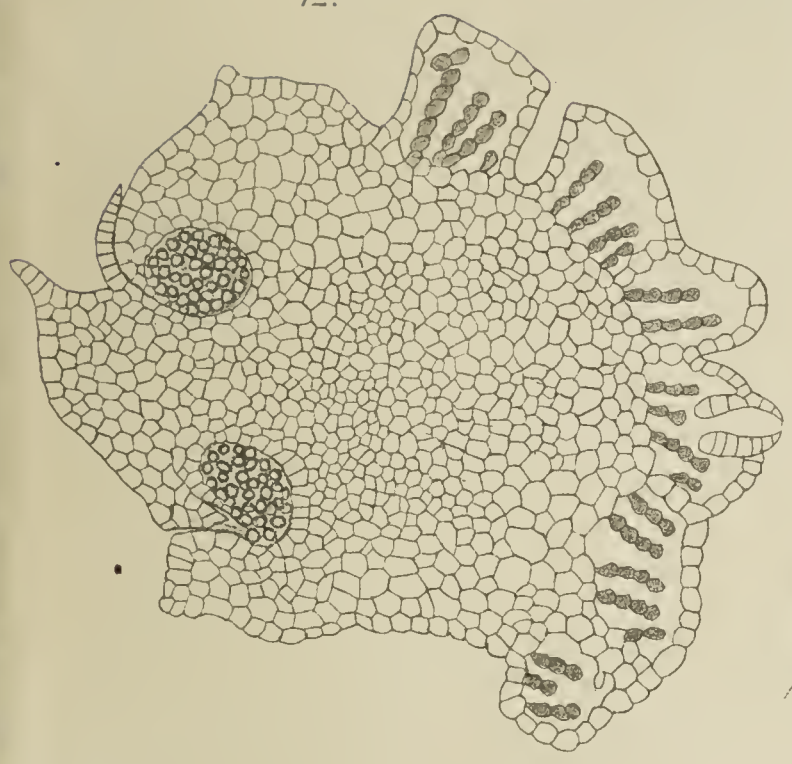


Kamerlingh gez.

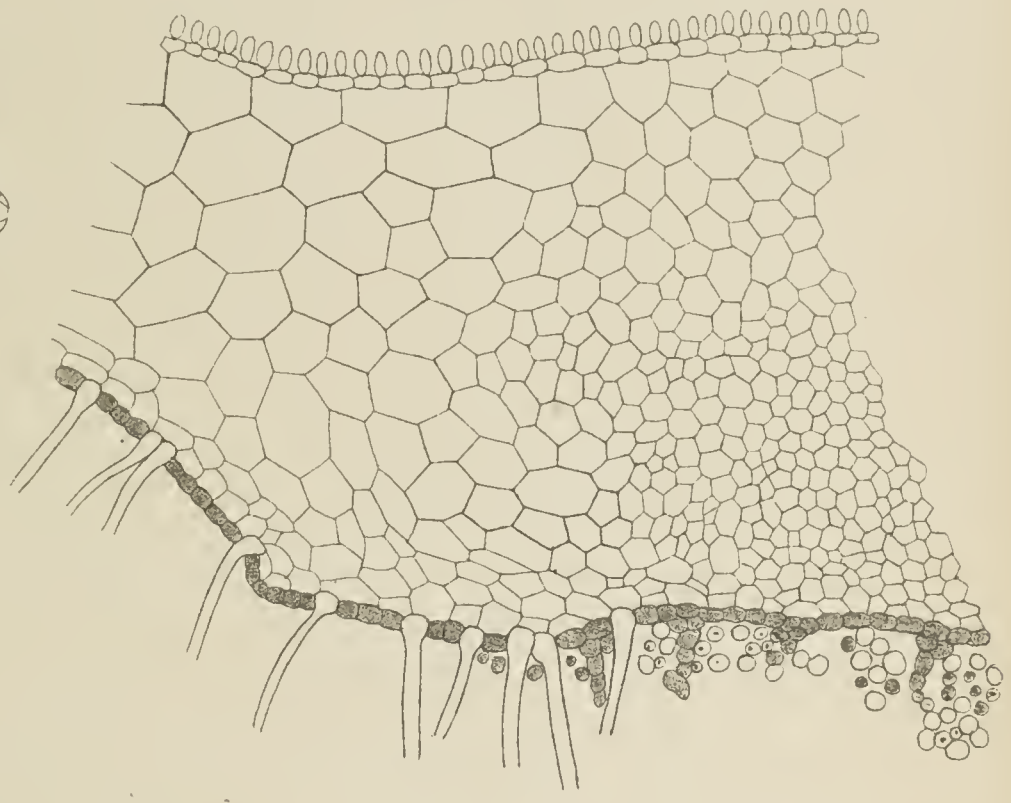


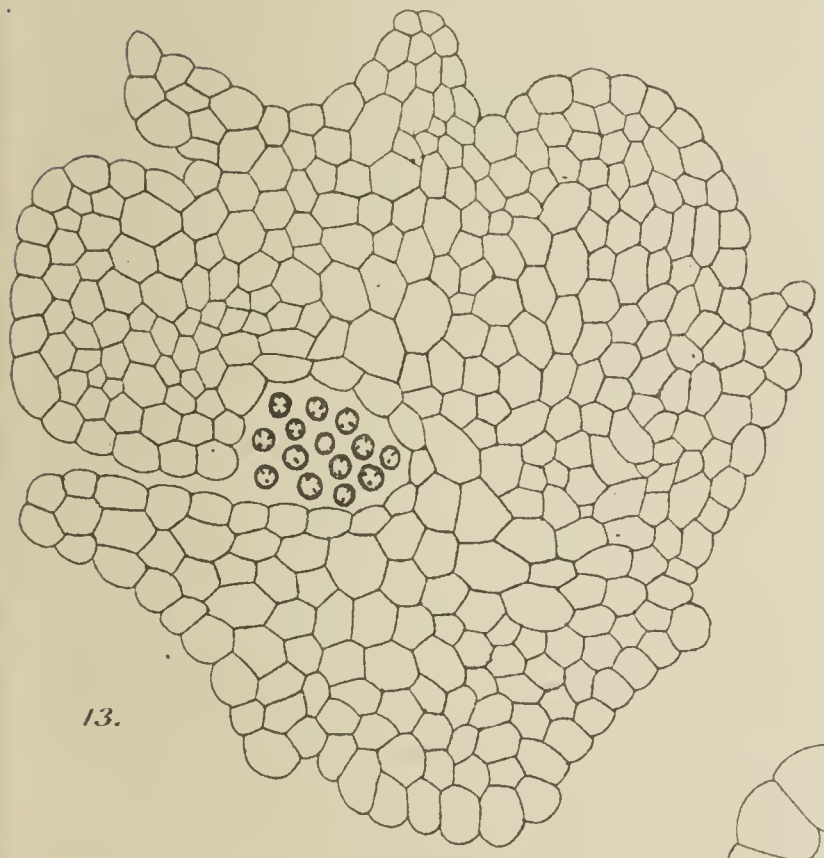
11.

12.

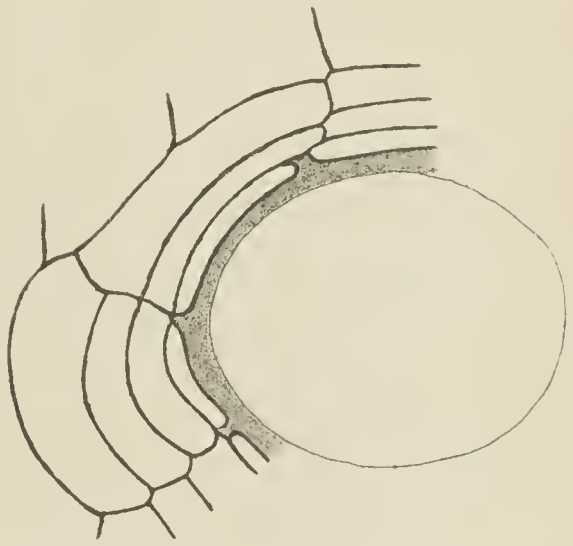


10.



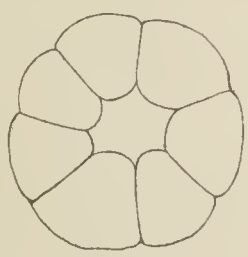


13.

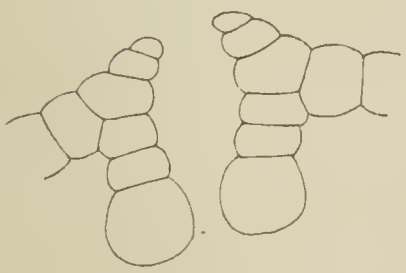


18.

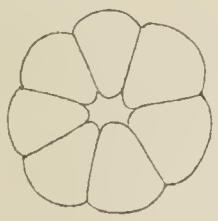
16.



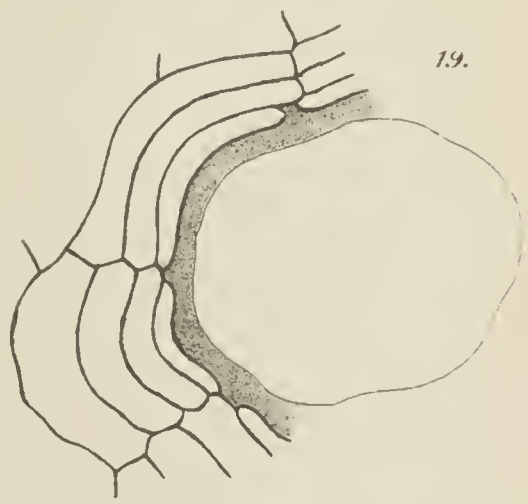
15.



17.



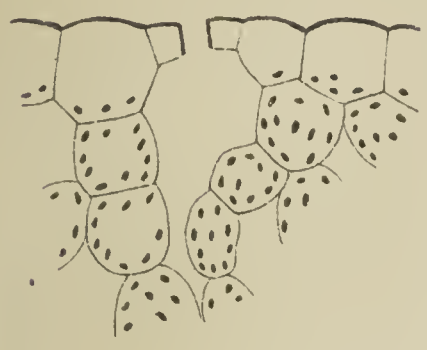
19.



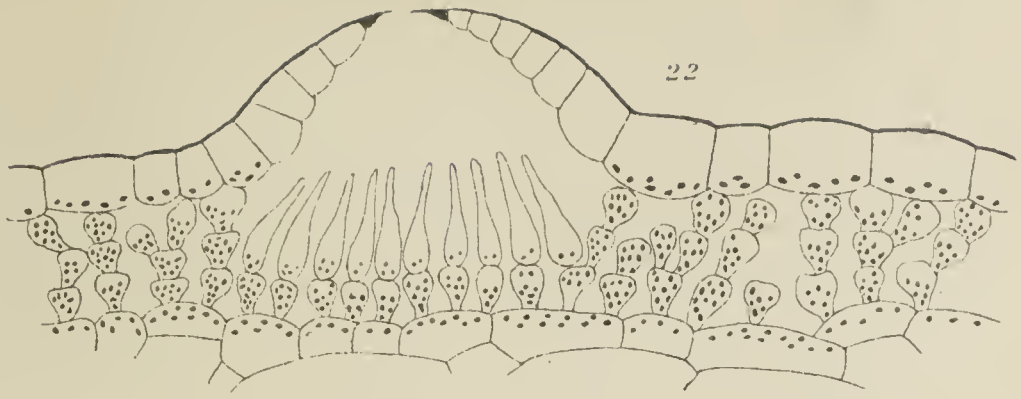
W A Meyn, Lith. Inst. Berlin S

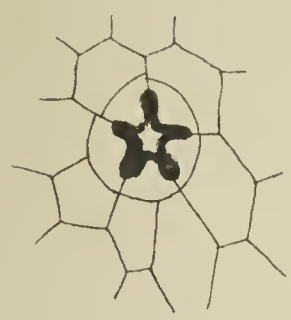
LIBRARY
OF THE

21.



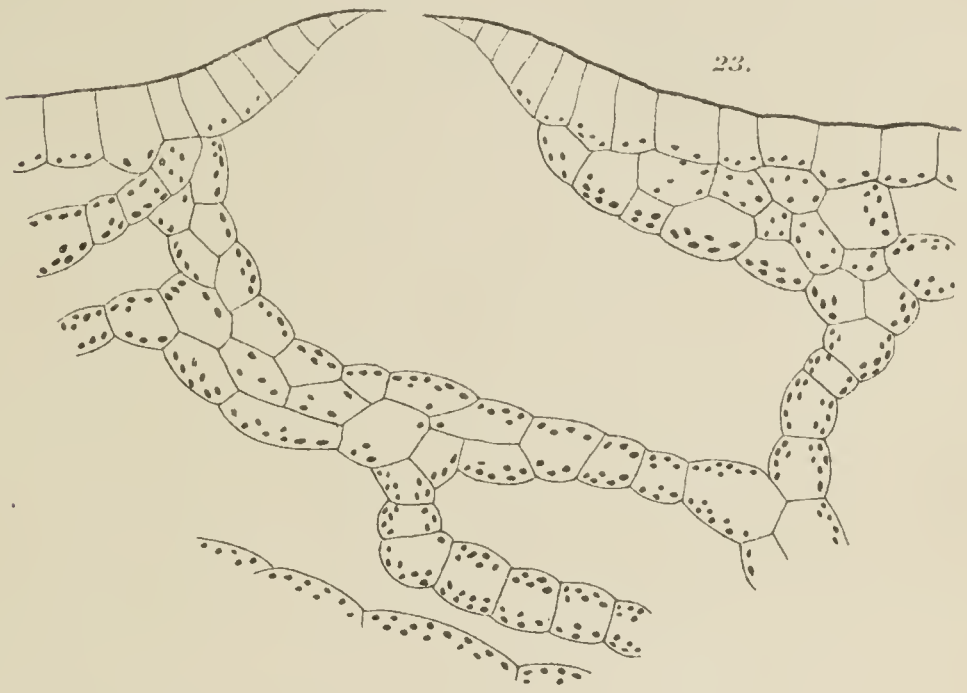
22

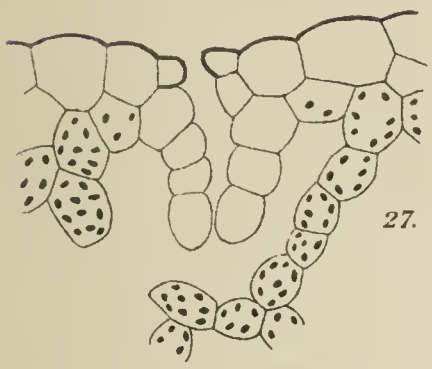




20.

23.

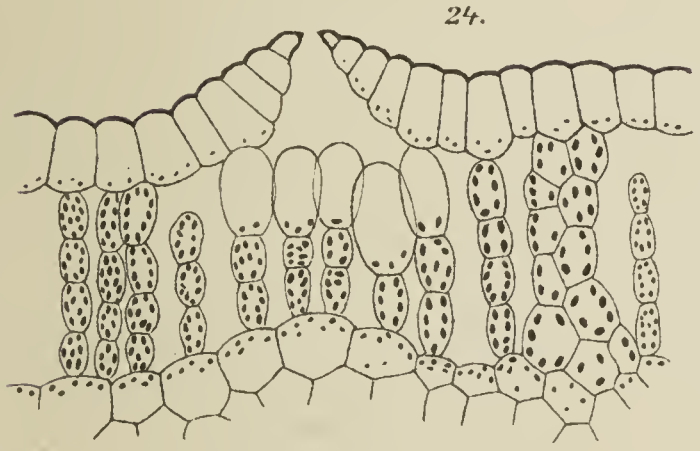


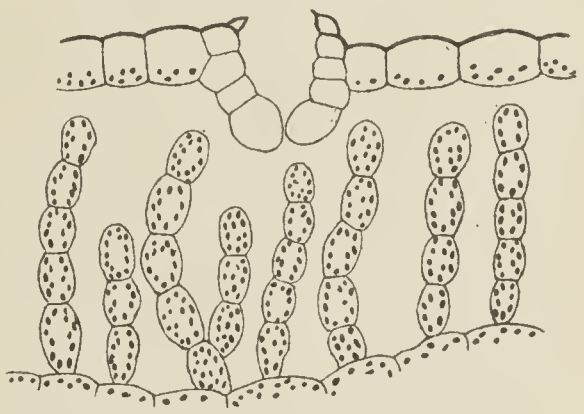


27.

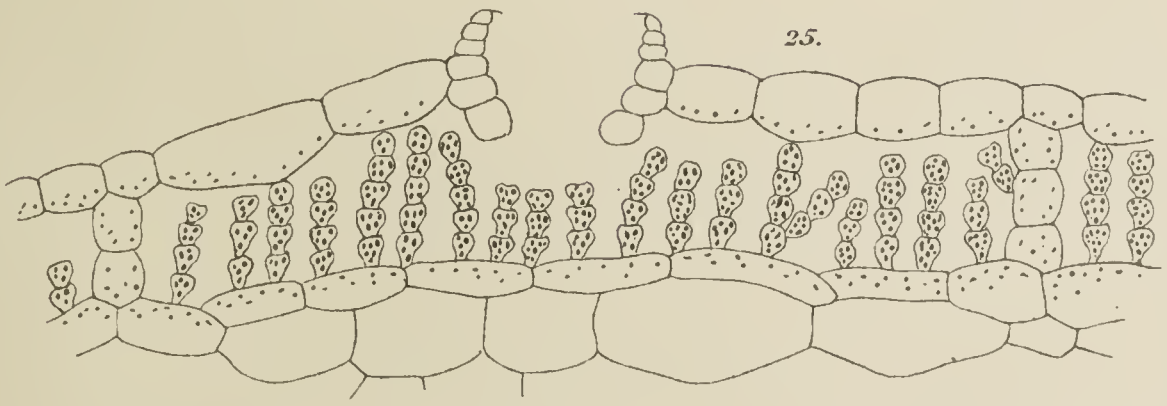
26.

24.





25.



Kumerlung gez.

W.A.Meyn, Lith. Anst. Berlin S.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen.

Von

Z. Kamerling.

Hierzu Tafel I—III.

Einleitung.

Die Veranlassung zu vorliegender Arbeit wurde gegeben durch den Versuch, die Function der eigenthümlichen, der Wasserleitung dienenden Zäpfchenrhizoiden der Marchantiaceen und Ricciaceen erkennen zu lernen.

Von vornherein liess sich erwarten, dass hierbei auch neue Gesichtspunkte gewonnen werden würden für die Frage der Wasserbewegung in den Gefässen der höheren Pflanzen. Dies war in der That der Fall und so kann Abschnitt I zum Theil betrachtet werden als eine vorläufige Mittheilung über eine ausführlichere Arbeit, welche sich mit dem Problem der Wasserbewegung beschäftigen wird. Doch bin ich nur auf die Fragen, welche unmittelbar die Marchantiaceen berührten, eingegangen.

Als ich die verschiedene Ausbildung des Rhizoidensystems bei verschiedenen Species etwas eingehender untersuchte, wurde meine Aufmerksamkeit bald auf die Thatsache gelenkt, dass nicht nur die Ausbildung des Rhizoidensystems, sondern auch die des Thallus in hohem Grade von den Vegetationsbedingungen der einzelnen Arten abhängig ist. Am deutlichsten zeigt sich diese Abhängigkeit in der Ausbildungsweise der Spaltöffnungen, welche auch durch ihren bis jetzt noch ununtersuchten Mechanismus die Aufmerksamkeit auf sich lenkten.

So dehnte sich die Arbeit, welche ursprünglich nur die Wasseraufnahme zum Gegenstand hatte, so weit aus, dass sie sich nunmehr auf die wichtigsten Erscheinungen nicht nur der Wasseraufnahme, sondern auch der Wasserabgabe durch Verdunstung erstreckt. Soviel wie möglich habe ich immer die einzelnen Arten, welche mir zur Untersuchung vorlagen, vergleichend betrachtet und die Unterschiede in der Ausbildung auf Unterschiede in den Vegetationsbedingungen zurückzuführen gesucht.

Die Arbeit ging von, im Sinne Darwin's, teleologischen Gesichtspunkten aus, und so werden wir oft Ausdrücke wie Zweck, Ziel u. s. w. verwenden, ohne damit den Gedanken an ein vorgefasstes Ziel zu verknüpfen.

Wie Pfeffer sagt (37): „Solche Beziehungen (Beziehungen und Anpassungen im Verhältniss zur todten und lebendigen Umgebung) vermögen wir auch dann zu überblicken, wenn unser Augenmerk nur auf Ziele und Zwecke gerichtet und wenn die Causalität des Geschehens und Werdens unbekannt ist oder vernachlässigt wird. Mit solcher Vernachlässigung drängt sich mehr und mehr in den Vordergrund eine teleologische Betrachtung, die in ihrer Weise voll gerechtfertigt ist und die dem, welcher an ihrer Hand die Welt der Erscheinungen durchmustert, eine Fülle von Eigenheiten aufdeckt und im reichen Maasse neue Fragen stellt. Nur darf nie vergessen werden, dass Zwecke und Zweckideen erst auf Grund der realisirten Vorgänge im Geiste des aussenstehenden Beobachters geschaffen werden und nicht die Ursachen des Geschehens und Gestaltens sind und sein können."

Schon eine einseitig auf Ziele und Zwecke gerichtete Beobachtungsweise wird uns oft eine Fülle von interessanten Thatsachen liefern können; meiner Ansicht nach liegt aber die Hauptbedeutung einer teleologischen Betrachtung für verschiedenartige Untersuchungen darin, dass man mit ihr als Ausgangspunkt, auch wenn man später diese immer einigermassen hypothetische Basis verlässt, oft neue Gesichtspunkte gewinnt, welche die Einsicht in die verschiedenartigsten Lebensvorgänge entschieden zu vertiefen geeignet sind.

Dass teleologische Schlüsse oft einigermassen unsicher sind, besonders da, wo — wie es in nicht wenigen Arbeiten der letzten 20 Jahre der Fall ist — beinahe ausschliesslich die Anatomie der betreffenden Organe studirt wurde, ist unbestreitbar; dies kann aber kein Grund sein, die ganze Richtung zu verwerfen, sondern nur ein Sporn für jeden, der in dieser Richtung arbeitet, seine Auffassungen so viel wie möglich nicht nur durch Experimente, sondern auch durch eine möglichst vielseitige Betrachtung zu stützen. Hiermit wäre die Richtung, in welche diese Untersuchung gelenkt ist, vorläufig genügend gekennzeichnet.

Ein zusammenfassender historischer Theil findet sich in dieser Arbeit nicht; die einschlägige Litteratur ist jedesmal an Ort und Stelle erwähnt und am Schlusse ein alphabetisches Verzeichniss zugefügt.

Zu diesen Untersuchungen wurde meistens frisches, zum Theil selbst gesammeltes, zum grössten Theil schon seit mehreren Jahren im hiesigen botanischen Garten cultivirtes Material verwendet. Durch Vermittelung des Herrn Prof. Stahl erhielt ich ausserdem von einigen Species frisches Material aus der reichen Lebermoossammlung des Herrn Grafen H. zu Solm-Laubach in Strassburg, welchem ich

hier meinen verbindlichen Dank ausspreche. Die javanischen und mexicanischen, von Professor Stahl in den betreffenden Ländern gesammelten Arten wurden zum Theil an lebenden, im botanischen Garten von Jena cultivirten Exemplaren untersucht.

Zur Untersuchung kamen folgende Species:

Ricciaceae:

1. Riccia glauca.
2. Riccia fluitans.
3. Riccia lamellosa aus Mexico.
4. Ricciocarpus natans.
5. Tesselina (Oxymitra) pyramidata aus Strassburg.

Marchantiaceae:

Corsinioideae:

6. Corsinia marchantioides aus Strassburg.

Targionioideae:

7. Targionia hypophylla aus Strassburg.
8. Cyathodium spec.
9. Cyathodium spec. } aus Java.

Marchantioideae:

March. Astroporae:

10. Peltolepis grandis
11. Sauteria alpina
12. Clevea hyalina } aus Strassburg.

March. Operculatae.

13. Plagiochasma Aitonia aus Strassburg.
14. Plagiochasma crenulatum
15. Plagiochasma elongatum } aus Mexico.
16. Reboulia hemisphaerica.
17. Grimaldia dichotoma aus Strassburg.
18. Fimbriaria Lindenbergiana aus Strassburg.
19. Fimbriaria Blumeana aus Java.
20. Fimbriaria Stahliana aus Mexico.

March. Compositae.

22. Fegatella conica.
22. Lunularia cruciata.
23. Dumortiera hirsuta aus Java.
24. Preissia commutata.
25. Marchantia polymorpha.

26. Marchantia palmata
27. Marchantia nitida } aus Java.
28. Marchantia geminata
29. Marchantia chenopoda aus Mexico.

Die Arbeit wurde im hiesigen botanischen Institute angefangen und vollendet und will ich am Schluss dieser Einleitung meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professsor Dr. Stahl, für das meiner Arbeit gewidmete Interesse sowie für vielfache Unterstützung und Anregung meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Abschnitt I. Die Zäpfchenrhizoiden.

Auf dem Querschnitt durch den Thallus irgend einer unserer gewöhnlichen Marchantiaceen finden wir von oben nach unten zuerst die obere Epidermis mit den Spaltöffnungen, dann die Luftkammerschicht, welche mehr oder weniger scharf von der dritten Schicht, dem chlorophyllfreien interstitienlosen Gewebe abgesetzt ist und endlich die untere Epidermis. Von dieser unteren Epidermis wachsen manche Zellen zu Rhizoiden aus, die bekanntlich in zwei Modificationen auftreten. Die eine Modification zeigt an der Innenseite der Membran in das Lumen hervorragende, stumpf kegelförmige Vorsprünge, welche Leitgeb veranlassten, sie als Zäpfchenrhizoiden von den anderen glatten zu unterscheiden. Mirbel, der erste, welcher diese Zäpfchen sah, beschreibt sie als „petites pointes semblables à des poils très courts“. Mit diesen Rhizoiden, hauptsächlich mit den merkwürdigen Zäpfchenrhizoiden werden wir uns in diesem Abschnitt zu beschäftigen haben.

A) Vorkommen und Entwickelung der Rhizoiden.

Wenn wir einen Thalluslappen, etwa von Lunularia cruciata, von der Unterseite betrachten, so fällt uns sogleich in der Medianlinie des Thallus eine dickere Rippe in die Augen, von welcher bogig nach beiden Seiten Schuppen abgehen. Die Rippe selbst zeigt sich bei aufmerksamerer Betrachtung als aus einem theilweise von Schuppen bedecktem Rhizoidenbündel bestehend. Auch in der Achsel der Schuppen verlaufen kleinere Bündel, welche ebenso wie das grössere, welches aus ihrer Vereinigung entsteht, hauptsächlich aus Zäpfchenrhizoiden bestehen. Diese entspringen zwar zerstreut von der ganzen Unterseite, in grösserer Zahl jedoch unter den Schuppen; sie biegen sich sogleich bei ihrem Entstehen um, bis sie der Oberfläche parallel gerichtet sind und dringen meistens so tief wie möglich in die Schuppenachsel. Die glatten Rhizoiden dagegen heben sich meistens

sofort an ihrer Ursprungsstelle senkrecht vom Thallus ab und entspringen hauptsächlich beiderseits des in der Mitte verlaufenden Bündels.

Die glatten Rhizoiden findet man oft mit Bodentheilchen verwachsen, während die Zäpfchenrhizoiden meist frei im Bündel enden. An beiden Formen kann man, wenn sie ihre völlige Ausbildung erreicht haben, keinen Inhalt mehr nachweisen.

Von den an keimenden Brutknospen zuerst entstehenden glatten Rhizoiden wurde von Haberlandt (15) nachgewiesen, dass sie sich durch sehr ausgeprägtes Spitzenwachsthum verlängern. Es liegt kein Grund vor, über das Wachsthum der Zäpfchenrhizoiden eine andere Auffassung anzunehmen. Die Spitze des wachsenden Rhizoids, sowohl des glatten wie des zäpfchentragenden, zeigt eine dichte Plasmaansammlung und einen Kern. Die Wand ist hier noch sehr dünn; eine Strecke weiter zurück sieht man in den Zäpfchenrhizoiden die Anlagen der Zäpfchen als kleine Höckerchen entstehen. Mikrochemisch verhält sich die Wand der ausgewachsenen Rhizoiden, der glatten sowohl wie der zäpfchentragenden, ganz gleich und zeigt ungefähr die Cellulosereactionen; nur die Lösung in Kupferoxydammoniak gelingt schwer und mit Millon's Reagenz bekam ich eine deutliche Rothfärbung. Die Zäpfchen selbst sind (Fig. 1 und 2) in die ziemlich dicke Wand eingesenkt, wie die Cellulosebalken bei Caulerpa. Es gelang mir, dieses nachzuweisen bei Färbung mit Methylviolettessigsäure und nachträglicher Entfärbung, wobei ich ab und zu Stadien bekam, worin die Zäpfchen selbst noch intensiv gefärbt, die übrigen Partien der Wand schon ganz entfärbt waren. Auch bei Anwendung von Wasser einlagernden Mitteln, Chromsäure, Kalilauge, Schwefelsäure u. s. w., verquellen die inneren Schichten der Wand, während die resistenteren Zäpfchen unverändert durch die verquollenen Schichten hindurch ragen. Sehr schöne Bilder bekam ich bei Anwendung eines Gemisches von drei Theilen concentrirter Schwefelsäure und einem Theil Wasser; die ganze Wand wurde darin ziemlich schnell gelöst, und die resistenteren Zäpfchen schwammen noch längere Zeit ganz frei losgelöst herum.

Die Länge der Rhizoiden, sowohl der glatten wie der zäpfchentragenden, ist sehr beträchtlich: eine Länge von zwei Centimetern ist keine Ausnahme.

B) Aeltere Angaben über die Function der Rhizoiden.

Der Unterschied zwischen den beiden Modificationen der Rhizoiden ist, auch was die Anordnung betrifft, so auffällig, und die

eigenthümliche, ohne jede Analogie dastehende Wandverdickung der Zäpfchenrhizoiden so merkwürdig, dass wohl jeder Botaniker, welcher sich eingehend mit den Marchantiaceen beschäftigt hat, sich die Frage vorgelegt haben wird nach der Bedeutung dieser Zäpfchen.

In der That findet man in der Litteratur mehrere Angaben über die Function der Zäpfchenrhizoiden zerstreut: es scheint aber, dass kein Autor seine Meinung experimentell zu bestätigen gesucht hat, und es sind die Ansichten einander sehr widersprechend.

So sucht Leitgeb ihnen eine mechanische Function zuzuschreiben, indem er sagt (23): „Dass die Aufgabe derer der gewöhnlichen Form Befestigung und Nahrungszufuhr ist, kann wohl nicht bezweifelt werden, und ebensowenig, dass auch die Zäpfchenrhizoiden sich mit jenen in diese Functionen theilen. Aber welche Aufgabe obliegt den letzteren sonst noch? Dort, wo sie nicht auf die Mittelrippe und die unmittelbar anstossenden Laminartheile beschränkt sind, sondern, wie namentlich bei Marchantia polymorpha und Dumortiera irrigua bis an die Seitenränder hin vorkommen, weiters unter den Schuppen und der Laubfläche dicht anliegend, nach der Mittelrippe verlaufen, werden sie wohl wie ein dem Thallus aufgesetztes und mit ihm verbundenes Leistenwerk eine mechanische Wirkung in der Weise äussern, als sie denselben ausgespannt erhalten oder mindestens Einrollungen derselben dorsal oder ventralwärts entgegen wirken. Auch im Träger der Receptacula (deren eine oder zwei Rinnen ja bekanntlich mit Zäpfchenrhizoiden erfüllt sind) werden sie als ein seine Festigkeit unterstützendes Moment wirksam werden müssen, weniger direct als mechanische Zellen (wofür auch ihre axile Lage unpassend wäre) als vielmehr dadurch, dass sie ähnlich dem Marke als Schwellkörper wirkend, im Träger eine Längsspannung erzeugen, welche dessen Straffheit erhöhen muss. Bei Marchantia (und Verwandten) werden sie aber auch an der Ausspannung der Schirmstrahlen betheiligt sein und allgemein ein festigendes Moment für den Körper (die Spindel) des Receptaculums abgeben. Ich meine also, es sei wahrscheinlich, dass den Zäpfchenrhizoiden nebst ihrer Function der Aufnahme und Zufuhr der Nahrung und der Befestigung der Pflanze an dem Substrate auch noch die Aufgabe übertragen ist, die Festigkeit des Thallus zu erhöhen.“ In der ersten Auflage seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie“ bestreitet Haberlandt die mechanische Function der Zäpfchenrhizoiden und erklärt das Problem als noch nicht gelöst. Auf die in der neu erschienenen zweiten Auflage vertretene Ansicht kommen wir noch zurück. Auch Kny bestreitet Leitgeb's Ansicht

und deutet auf einen neuen Gesichtspunkt hin. Er sucht den Zäpfchen eine local-mechanische Function zuzuschreiben, indem er sagt (20): „Die Function der Wurzelhaare betreffend, hebt Leitgeb, wie ich glaube, mit Recht hervor, dass beide Formen der Nahrungsaufnahme und Befestigung der Laubspreite am Boden dienen werden.... So wenig ich in Abrede stellen will, dass auch so zarte und biegsame Fäden, wenn sie in grösserer Zahl zu Bündeln vereinigt sind, mechanisch wirksam werden können, möchte ich die eigenartige Aufgabe der engen, mit zapfenförmigen Verdickungen ausgestatteten Rhizoiden vorwiegend nach einer anderen Richtung hin suchen. Ihre Bedeutung gegenüber den Wurzelhaaren mit unverdickter Wandung scheint mir besonders darin zu liegen, dass letztere für den Wassertransport auf geringere, erstere für den Wassertransport auf grössere Entfernungen bestimmt sind. Die Wurzelhaare mit unverdickter Membran treten an Keimpflänzchen allein und an dem fortwachsenden Ende erwachsener Sprosse zuerst und dicht hinter dem Scheitel hervor, sie versorgen hier die jungen Gewebetheile auf dem kürzesten Wege mit Wasser. Die Zäpfchenrhizoiden scheinen mir dazu organisirt, die Wasserversorgung der seitlichen Theile des Laubes, sowie der Antheridien- und Archegonienstände auch dann noch zu gewährleisten, wenn bei gesteigerter Verdunstung die Diffusion von Zelle zu Zelle nicht genügend raschen Ersatz schaffen könnte. Hierfür macht sie ihre grosse Länge, ihr geselliges Vorkommen in Bündeln und ihr Verlauf im Schutze der Blattschuppen und rinnigen Einsenkungen besonders geeignet. Wahrscheinlich bewegt sich bei reichlicher Wasserzufuhr der Strom nicht nur im Innenraum der Haare, sondern auch capillar zwischen den zu dochtartigen Strängen vereinigten Fäden. Die zapfenförmigen Verdickungen werden sich dadurch vortheilhaft erweisen, dass sie das vollständige Zusammensinken der Haare bei seitlichem Druck oder bei vermindertem Wassergehalte hindern, ohne, wie dies bei einem durchgehenden Zellstoffgerüste der Fall sein würde, die Biegsamkeit der Haare erheblich einzuschränken. Die Biegsamkeit aber ist für sie nothwendig, da sie gezwungen sind, die Stellungsänderungen der Theile, in welchen sie eingeschlossen sind, mitzumachen.“

Wieder eine andere Auffassung wird von Stephani und Schiffner vertreten. Letzterer sagt (43): „Die Rhizoiden sind unverzweigte, einzellige, hyaline oder violett gefärbte Schläuche, die vollkommen glatte Wände besitzen oder in ihrem Innern mit spiralig angeordneten zäpfchenförmigen Zellhautverdickungen versehen sind;

die letzterwähnte Rhizoidenform entsteht an der Basis der Blattschuppen und dienen diese Organe nach Stephani dazu, den jungen Blattschuppen die nöthige Feuchtigkeit zuzuführen. Die Zäpfchen im Innern begünstigen durch die Vermehrung der Capillarität das Aufsteigen des Wassers in den Röhrchen."

In der neuesten Auflage seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie" gibt Haberlandt wieder eine andere Deutung. Er sagt (14): „Diese Verschiedenheit der Ausbildung und des Vorkommens der Rhizoiden scheint eine Theilung der physiologischen Arbeit anzudeuten, und dementsprechend hat Leitgeb den gewöhnlichen Rhizoiden eine ernährungsphysiologische, den Zäpfchenrhizoiden dagegen eine mechanische Function zugesprochen. Da aber weder die Zugfestigkeit, auf die es hier zunächst ankäme, noch die Biegungsfestigkeit dieser Organe durch isolirte zäpfchenförmige Vorsprünge auch nur im Geringsten erhöht werden kann, so meine ich, dass die zäpfchenförmigen Verdickungen überhaupt keine mechanische Function besitzen, sondern lediglich dazu dienen, um durch Einstülpung der Plasmahaut die absorbirende Oberfläche des Haares zu vergrössern. Ich vermuthe also, dass hier ein Fall von innerer Oberflächenvergrösserung vorliegt und dass demnach die Zäpfchenrhizoiden ihrer Function als Absorptionsorgane noch besser angepasst sind als die glattwandigen Rhizoiden. Ihr bevorzugtes Auftreten an den beiderseitigen Laminartheilen des Thallus, gerade unter dem Assimilationsgewebe der Luftkammern, spricht eher zu Gunsten dieser Ansicht, als für ihre von Leitgeb angenommene mechanische Bedeutung. (Dieselbe Function, welche ich den Zäpfchen der Marchantieenrhizoiden zuschreibe, nimmt Noll für die Cellulosefäden an, die den Caulerpathallus durchziehen. Dass aber diesen Fäden jedenfalls auch eine mechanische Bedeutung zukommt, hat Janse nachgewiesen.)"

Im weiteren Verlauf dieser Untersuchung werden wir die Unhaltbarkeit dieser verschiedenen Auffassungen noch deutlich erkennen und so möchte ich hier keine eingehende Kritik dieser Meinungen liefern, um so mehr, als das ein Vorgreifen auf erst später zu beschreibende Wahrnehmungen und Versuche fordern würde. Doch will ich im Kurzen einige Haupteinwände namhaft machen.

Gegen Leitgeb's mechanische Deutung spricht das Experiment. Wenn man in Fällen, wo das Rhizoidenbündel als Leiste sehr stark entwickelt ist (so z. B. bei Fegatella conica) dieses an mehreren Stellen mit der Scheere durchschneidet, ohne den Thallus zu verletzen, so zeigt sich ohne weiteres, dass der Thallus von anderen

Kräften ausgespannt erhalten wird und zwar wohl, wie noch näher erläutert werden wird, vom Turgor des interstitienlosen Gewebes.

Kny's Ansicht, dass die Zäpfchen ein Zusammensinken des Haares bei seitlichem Druck oder Wasserverlust hindern, kann man auch unter dem Mikroskop als unrichtig erkennen. In weitaus den meisten Fällen (so bei allen gewöhnlichen Arten z. B. Marchantia polymorpha, Fegatella conica, Lunularia cruciata, Reboulia hemisphaerica, Preissia commutata, Dumortiera hirsuta u. s. w.) collabiren weder die glatten noch die Zäpfchenrhizoiden bei Austrocknung; auf einige Ausnahmen kommen wir noch zurück.

Gegen Stephani's Ansicht können wir einwenden, dass in vielen Fällen, wo die Schuppen nur sehr spärlich entwickelt sind, die Zäpfchenrhizoiden doch in grosser Zahl vorkommen.

Was die Annahme einer angeblichen capillaren Steigung des Wassers in den Rhizoiden betrifft, so werden wir weiter unten in anderem Zusammenhang nachzuweisen versuchen, dass sie unbegründet ist.

Gegen Haberlandt's Ansichten spricht auch mehreres. So haben die ausgewachsenen Rhizoiden keinen Plasmaschlauch mehr und würde schon hierdurch die Analogie mit Caulerpa fallen. So dürfte man auch, wenn Haberlandt's Meinung richtig wäre, erwarten, dass die Zäpfchen nahe an der Spitze, wo doch die Absorption hauptsächlich stattfindet, in grösserer Zahl vorkommen würden; die vollkommen regelmässige Verbreitung über die ganze Länge und das Vorhandensein auch im basalen Zelltheile bliebe dann unerklärt.

C) Dochtwirkung und Wasserbewegung im Innern.

Bei vielen Laubmoosen findet man bekanntlich einen dichten Rhizoidenfilz um die unteren Theile des Stämmchens und in den Blattachseln. Durch die schönen Untersuchungen von Oltmanns (34 und 35) wissen wir, dass diesem Filz die Function zukommt, Wasser capillar festzuhalten, um mit diesem aufgespeicherten Wasser die Vegetation der Pflanze in trockene Perioden hinein zu ermöglichen.

Dass die Rhizoidenbündel an der Unterseite des Thallus der Marchantiaceen eine analoge Function haben, lässt sich erwarten und wir sahen bereits, dass auch schon Kny auf die Aehnlichkeit dieser Bündel mit einem Dochte hingewiesen hat. Die Dochtwirkung dieser Rhizoidenbündel lässt sich sehr leicht demonstriren. Wenn man ein Thallusstück ablöst und einen Tropfen Wasser auf das Rhizoidenbündel bringt, wird dieser sehr schnell aufgesaugt. Es zeigt sich

aber bald, dass sich nur ausnahmsweise grössere Mengen capillar gehaltenen Wassers zwischen den Rhizoiden finden. Selbst in ziemlich feucht gehaltenen Culturen findet man nur in den ältesten Theilen des Bündels (da wo der Thallus selbst abgestorben und meist schon verfault ist) Wasser zwischen den einzelnen Rhizoiden.

Wir sind also zu der Vermuthung berechtigt, dass sich das Wasser hauptsächlich im Innern der Rhizoiden bewegt, und nur sehr ausnahmsweise eine capillare Steigung in Betracht kommt. Den Nachweis, dass das Wasser wirklich diesem Weg folgt, kann man ziemlich leicht bringen durch Erzeugung eines Niederschlages von Turnbull's oder Berlinerblau.

Diese Niederschläge sind meistens amorph, und besonders haben dann die von Berlinerblau die unangenehme Eigenschaft, sich einigermassen zu lösen und zu diffundiren. Ist der Niederschlag krystallinisch — es bilden sich unter besonderen Umständen kleine tiefblaue Würfelchen oder andere reguläre Formen — dann kommt dieses nicht vor.

Handelte es sich nur um den Nachweis, dass die Wasserleitung im Innern der Rhizoiden stattfindet, so bekam ich die schönsten Resultate, wenn ich ein Rasenstückchen etwa von Fegatella conica oder Lunularia cruciata mit anhaftender Erde zuerst auf einen Teller mit einer dünnen Schicht einer ziemlich concentrirten Ferrocyankaliumlösung stellte, und nach 24 Stunden diese Lösung mit einer von Ferrichlorid vertauschte. Auf diesem Weg bekam ich öfters im Inneren der Rhizoiden sehr schöne krystallinische Niederschläge. Eine der Bedingungen für Krystallisirung scheint hier eine langsame Mischung der beiden Lösungen zu sein, wie sie offenbar in den Rhizoiden stattfindet, welche mit der einen Lösung angefüllt langsam die andere nachsaugen. In dem unteren Theile des Bündels, wo die Flüssigkeit auch capillär aufsteigt, ist der Niederschlag immer amorph.

Gegen das Verwenden dieser concentrirten Lösungen (5 – 10 Proc.) lässt sich, so lange man nur die todten Rhizoiden in's Auge fasst, nichts einwenden. Wollte ich den Wasserstrom weiter verfolgen bis zum Ort, wo die Verdunstung stattfindet, dann griff ich zu einer anderen Methode, welche aber auch zum Nachweis der Wasserbewegung im Innern der Rhizoiden verwendet werden kann. Das Rasenstück wurde dann in eine verdünntere ($^1/_2$proc.) Lösung von rothem Blutlaugensalz gestellt. Ich konnte in diesem Falle nach einer bestimmten Zeit mit kochendem, absolutem Alkohol, welcher schneller eindringt, das Blutlaugensalz niederschlagen, Schnitte in Alkohol anfertigen, und die fertigen Schnitte in eine wässrige Ferro-

sulfatlösung bringen. Auf diese Weise gelang es mir auch nachzuweisen, dass die Lösung sich hauptsächlich im Innern der Rhizoiden bewegt und sich von dem basalen Theile des Rhizoids aus, in die umgebenden Zellen verbreitet. Der so in den Rhizoiden entstehende Niederschlag war meistens amorph und haftete zum grössten Theil der Wand an.

Auch mit Thalliumsulfat, das dann nachträglich mit Kochsalzlösung niedergeschlagen wurde, gelang es mir, die Bewegung der Flüssigkeit im Innern der Rhizoiden nachzuweisen; im Allgemeinen aber dürfte das Ferro- oder Ferricyankalium den Vorzug verdienen.

Der Niederschlag tritt in allen Fällen sowohl in den glatten wie in den Zäpfchenrhizoiden auf und folglich kann man, wie a priori zu erwarten war, beide als bei der Wasseraufnahme betheiligt betrachten.

D) Negativer Druck in den Rizoiden.

Es war v. Höhnel, welcher zuerst den Nachweis lieferte, dass in den Gefässen der höheren Pflanzen unter Umständen ein negativer Druck entstehen kann, dass in den Leitungsbahnen Blasen entstehen können, die gefüllt sind mit Luft oder Wasserdampf von so niederer Spannung, dass beim Anschneiden unter einer bestimmten Flüssigkeit, z. B. Quecksilber, diese von dem Atmosphärendruck in die luftverdünnten Räume hineingepresst wird. Auf derartige Vorgänge ist in der Litteratur noch mehrfach hingewiesen worden; so hat Haberlandt gezeigt, dass im Centralstrang der Laubmoose ein solcher negativer Druck beim Eintrocknen zu stande kommt. So kam bald der Gedanke in mir auf, dass vielleicht in den Rhizoiden, welche, wie wir sahen, hauptsächlich im Innern leiten, ein derartiger negativer Druck unter Umständen auftreten könnte, und dass vielleicht die beiden Rhizoidmodificationen sich hierbei verschieden verhalten möchten.

Die Analogie, welche die Rhizoiden, besonders die Zäpfchenrhizoiden, sowohl in Bezug auf Anordnung, als auch auf das frühe Absterben des Inhalts mit den Gefässen und Tracheiden der Phanerogamen und Pteridophyten zeigen, brachte mich auf den Gedanken, zu versuchen, ob auch hier unter Umständen ein „negativer Druck“ entstehen kann. Aufsaugung von Quecksilber, beim Durchschneiden unter diesem Metall, trat nicht ein; aber mit anderen Flüssigkeiten erhielt ich gute Resultate.

Die Versuchsanordnung war folgende:

Auf das Rasirmesser wurde ein Tropfen der Injectionsflüssigkeit

gebracht, und dann ungefähr senkrecht zum Rhizoidenbündel ein etwas abgewelkter Thalluslappen oder Inflorescenzstiel von Fegatella conica, Lunularia cruciata, Plagiochasma crenulatum oder Marchantia palmata durchschnitten. Der obere Theil wurde dann noch einige Secunden mit dem Flüssigkeitstropfen in Berührung gelassen und unmittelbar darauf auf Flächen- oder Längsschnitten in Wasser untersucht.

Zuerst verwendete ich verschiedene Farbstofflösungen, welche aber den Nachtheil hatten, dass der Farbstoff zu rasch diffundirte. Desshalb griff ich bald zu fein in Wasser zerriebenem Karminpulver, womit ich schon überzeugende Resultate erhielt. Die Karminpartikelchen wurden aber in den Zäpfchenrhizoiden zum grössten Theil schon nahe an der Schnittstelle zwischen den Zäpfchen zurückgehalten. Während in den glatten Rhizoiden zahlreiche Karmintheilchen bis weit von der Schnittstelle aufgesaugt wurden, bildeten sie dagegen in den Zäpfchenrhizoiden einen dicken Propf unmittelbar an der Durchschnittsstelle. Vollkommen geeignet erwies sich zuletzt mit Alcanna gefärbtes, fettes Oel, welches auch schon von Kny und Zimmermann bei einer ähnlichen Untersuchung angewandt worden ist. Solche Präparate lassen sich dann auch sehr gut in Glycerin aufbewahren; wenn die Farbe des Oels auch verschwindet, so ist dieses doch immer noch in Folge seiner optischen Eigenschaften sehr leicht kenntlich. Wurden stark gewelkte Theile in der beschriebenen Weise behandelt, so zeigten sowohl die glatten wie die Zäpfchenrhizoiden eine starke Aufsaugung, oft über Längen von mehreren Millimetern, und noch bis in den basalen Theil der Rhizoide hinein. Auch bei weniger stark gewelkten Objecten war die Aufsaugung, wenn auch nicht so erheblich, doch noch ziemlich beträchtlich, und selbst wenn ich mit frischen Thallusstücken von nicht zu feucht gehaltenen Culturen operirte, so zeigte sich in zahlreichen, sowohl glatten wie Zäpfchenrhizoiden, eine mehr oder weniger starke Injection.

Diese Versuche gaben noch keinen Fingerzeig für eine Deutung der Zäpfchen. Das leichte Entstehen des negativen Druckes machte es aber wahrscheinlich, dass man hier diesen Vorgang unmittelbar unter dem Mikroskop beobachten können dürfte.

E) Directe Beobachtung.

Eine directe mikroskopische Beobachtung der Vorgänge bei der Wasserbewegung ist bei den Phanerogamen mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Strasburger (50) hat an dünnen Längsstreifen aus Coniferenholz dergleichen Versuche angestellt. Es dürfte von

allgemeinem Interesse sein, dass wir in den Rhizoiden der Marchantiaceen ein leicht zu präparirendes Object haben, woran man die Vorgänge, welche sich bei der Wasserbewegung in den Leitungsbahnen abspielen, unmittelbar beobachten kann. Ein grosser Vorzug dieses Objectes dürfte sein, dass man hier die Pflanze ohne tiefere Eingriffe, so zu sagen in natura, und zwar selbst mit den stärkeren Vergrösserungen unmittelbar beobachten kann.

Zu dieser directen Beobachtung verwendete ich hauptsächlich Fegatella conica. Bei dieser Pflanze findet sich an der Unterseite des Thallus ein ziemlich dickes Rhizoidenbündel, welches aus glatten und Zäpfchenrhizoiden besteht. Da die Schuppen hier sehr wenig entwickelt sind, so gelingt es leicht, den Thallus quer zu durchschneiden, ohne das Rhizoidenbündel zu verletzen, und dieses vom hinteren Thalluslappen frei zu präpariren, während es mit dem vorderen Thalluslappen in Zusammenhang bleibt. Dies freipräparirte Ende des Bündels kann man dann in einem Wassertropfen auf dem Objectträger ausbreiten und unmittelbar unter dem Mikroskop die sich abspielenden Vorgänge beobachten. Wenn der Wassertropfen durch directe Verdunstung und Aufsaugung von Seiten des transpirirenden Thallus beinahe verschwunden ist, so sieht man hier und da, sowohl in den glatten wie in den Zäpfchenrhizoiden, kleine Bläschen entstehen. So lange diese noch klein sind, verschwinden sie beinahe unmittelbar bei erneutem Wasserzusatz, ein Beweis dafür, dass wir hier Wasserdampf und keine Luft vor uns haben. Diese kleinen Bläschen vergrössern sich in den glatten Rhizoiden, bis sie den ganzen Querschnitt einnehmen, und von diesem Moment an sieht man den Meniscus, welcher nach der Thallusseite gekehrt ist, sich ziemlich schnell in dieser Richtung verschieben, während der andere Meniscus seine Stellung so gut wie nicht ändert. Die Communication ist also unterbrochen, und während das Wasser im oberen Ende des Rhizoids völlig aufgesaugt wird, kann das Wasser im unteren Theile von der Pflanze nicht mehr aufgenommen werden. In den Zäpfchenrhizoiden vergrössern sich die Dampfbläschen auch, bis sie allseitig die Spitzen der Zäpfchen berühren, dann hört die Vergrösserung im Querschnitt auf, und die Blase fängt an, sich langsam in die Länge zu strecken, wobei beide Meniscen sich gleichmässig von einander entfernen. Die Saugung pflanzt sich also an der Dampfblase vorbei bis zum unteren Theile des Rhizoids fort.

Die Bewegung der Meniscen geschieht hier oft etwas ruckweise, sie haften so zu sagen fest an den Spitzen der Zäpfchen, bisweilen

so fest, dass sich entweder oberhalb oder unterhalb der ersten noch neue Dampfbläschen bilden.

In den unverletzten Rhizoiden sehen wir derartige Dampfblasen entstehen, in denjenigen aber, von denen bei der Präparation die Spitze abgeschnitten worden ist, verhält es sich anders.

In den glatten Rhizoiden sieht man, wenn der Objectträger bis zur Schnittstelle trocken geworden ist, wie die Luft von hier aus eindringt, und wie der Meniscus an der Grenze von Luft und Wasser sich meist ziemlich rasch in der Richtung des Thallus verschiebt. Die angeschnittenen Zäpfchenrhizoiden verhalten sich verschieden, je nachdem sie enger oder weiter sind, je nach der verschiedenen Länge der Zäpfchen. In den weiteren Zäpfchenrhizoiden mit kurzen Zäpfchen sieht man die Luft von der Schnittstelle aus vordringen und den Meniscus sich ziemlich schnell verschieben. In den engeren Rhizoiden mit längeren und beinahe bis zur Mitte ragenden Zäpfchen dringt auch etwas Luft von der Schnittstelle aus ein; aber hier kann man oft wahrnehmen, wie der Meniscus so fest an den Zäpfchen haftet, dass sich weiter nach oben neue Dampfbläschen bilden.

Setzt man, wenn die Dampfblasen ziemlich gross geworden sind, wieder neues Wasser zu, dann verschwinden in den Zäpfchenrhizoiden die Dampfblasen viel schneller als in den glatten Rhizoiden. Hierbei tritt sehr deutlich der Unterschied zwischen Luft- und Dampfblasen zu Tage. Da beide unmittelbar neben einander vorkommen und man z. B. in dem einen glatten Rhizoid sich eine Dampfblase hat entwickeln sehen, während in dem anderen die Luft von der Schnittstelle aus vordrang, so tritt der bedeutende Unterschied im Verhalten scharf hervor. Während die Luftblasen oft erst nach mehreren Stunden ganz verschwunden sind, verschwinden die Dampfblasen, selbst die grössten, in höchstens 10 Minuten.

Weil wir hierauf sogleich zurückkommen müssen, will ich hier ausdrücklich betonen, dass während des ganzen Vorganges — des Entstehens der Dampfblasen, ihrer Ausbreitung und ihres Verschwindens bei neuem Wasserzusatz — der Thalluslappen, welcher durch die beobachteten Rhizoiden mit Wasser versorgt wird, ganz frisch und turgescent bleibt.

F) Theoretische Betrachtung der hebenden Kräfte bei der Wasserbewegung.

Wir sahen, wie die Rhizoiden der Marchantiaceen sich in mehreren Hinsichten analog den Gefässen und Tracheiden der höheren

Pflanzen verhalten, wie der Inhalt sehr früh verschwindet, wie die Wasserbewegung im Lumen stattfindet und wie bei starker Verdunstung ein negativer Druck entstehen kann; wir sahen auch, wie es relativ leicht gelingt, dem Entstehen dieser Dampfblasen unmittelbar unter dem Mikroskop zu folgen.

Bekanntlich sind über die Wasserbewegung im Holze der Phanerogamen die Ansichten noch controvers. Während z. B. Pfeffer die Ansicht vertheidigte, dass die saugenden Blattzellen nicht über genügende Kräfte verfügen, um das Wasser zu heben, hat Askenasy später doch in diesen saugenden Blattzellen die Ursache der Bewegung gesucht, ohne jedoch auf Pfeffer's Einwände tiefer einzugehen.

So ist es wohl nothwendig, dass wir etwas tiefer auf die Frage: „Durch welche Kräfte bewegt sich das Wasser in den Rhizoiden“ eingehen. Dass die ziemlich einfachen Verhältnisse, welche wir hier finden, einer theoretischen Untersuchung leichter zugänglich sind als die complicirteren im Holze der Phanerogamen, ist einleuchtend; wir werden aber auch sehen, wie die leichter verständlichen Vorgänge in den Rhizoiden der Marchantiaceen uns oft Fingerzeige geben für noch unklare Probleme des Saftsteigens.

Was die Rhizoide betrifft, so könnte man zuerst der Ansicht zuneigen, dass capilläres Aufsteigen im Innern stattfände, und im Anschlusse an diese Auffassung liessen sich die Zäpfchen deuten, im Sinne von Schiffner und Stephani, als eine Einrichtung zur Vermehrung der Capillarität. Der Radius des Meniscus am oberen Ende des aufsteigenden Wassersäulchens würde durch diese Zäpfchen beträchtlich verkleinert, während der Querschnitt des Säulchens grösser bliebe, wie in einer Capillarröhre mit kreisrundem Querschnitt, welche einen gleichen Radius des Meniscus aufzuweisen hätte: also die Vortheile von engeren Capillaren, ohne die Nachtheile.

Zu einer Hebung von Flüssigkeiten durch Capillarität ist aber, wie Askenasy schon bemerkt (1 und 2), ein concaver Meniscus unbedingt nothwendig. Sind die Rhizoiden ganz mit Wasser erfüllt, wie es meistens der Fall ist, dann kann man nirgends einen derartigen concaven Meniscus finden, und in einem solchen Falle würde also kein Aufsteigen stattfinden. In dieser Capillaritätstheorie wird also wahrscheinlich irgend ein logischer Fehler versteckt sein.

Wenn wir in einen mit Wasser gefüllten Behälter eine leere Capillarröhre stellen, so steigt das Wasser in ihr auf, wie man sich auszudrücken pflegt, durch die Capillarkraft; diese Steigung möge in dem gedachten Falle z. B. einen Meter betragen. Wir wissen, dass wenn

man Wasser aus dem Behälter in ein anderes Gefäss schöpft und dieses Gefäss mit dem geschöpften Wasser in die Höhe hebt, z. B. auch bis 1 m über den Stand des Wassers in dem Behälter, zu der Hebung dieses Wassers Energie nothwendig ist. Diese Energie kann man wieder zurückgewinnen, wenn man das Wasser aus dieser Höhe in den Behälter zurückgiesst; durch das fallende Wasser kann Arbeit verrichtet werden. Dass die Energie, welche verbraucht wurde, um das Wasser 1 m hoch zu heben, nicht verloren gehen konnte, folgt schon aus dem Gesetz der Erhaltung der Kraft, welches uns lehrt, dass Energie wohl ihre Form ändern kann, aber weder verloren, noch gewonnen werden kann. Scheinbar ist die Steigung des Wassers in der Capillarröhre im Widerspruch mit diesem Gesetz, aber doch nur scheinbar, denn das Wasser wird von der Capillarröhre festgehalten, um so fester, je enger die Röhre ist und es ist wieder Energie nothwendig, um das Wasser aus der Röhre zn entfernen.

So zeigte Nägeli (mitgetheilt durch Askenasy), dass Wasser in Capillarröhrchen unter der Luftpumpe nicht kochte, während in einem weiteren Gefässe gleichzeitig ein Aufwallen stattfand. Bei dieser Luftverdünnung — und der Versuch würde unzweifelhaft beim gewöhnlichen Barometerstand denselben Erfolg haben — war also in der Capillarröhre der Siedepunkt erhöht, d. h. es hätte mehr Wärme zugeführt werden müssen, um einen Gewichtstheil in Dampf überzuführen. Dieses Mehr an Energie entspricht der Capillarkraft, welche sich beim Füllen der leeren Röhre zeigte. Ebensoviel Energie als frei wird, wenn die Röhre sich füllt, muss auch wieder angewandt werden, um sie zu entleeren.

Die Meinung, dass die Capillarität als hebendes Moment bei der Wasserbewegung in Betracht komme, beruht auf der unklaren Vorstellung, als ob die Zellen, welche den Capillaren das Wasser entziehen, hierzu einen geringeren Kraftaufwand brauchten, als die Kraft, womit das Wasser von dem Capillarsystem aufgenommen wurde.

Wenn auch in einem gegebenen Falle die Capillarkraft ausreichen würde, um das Wasser in den todten Leitungsbahnen zu heben bis zu dem Niveau, wo es von lebenden Zellen aufgenommen wird, so darf man doch nicht vergessen, dass die Energie, welche diese lebenden Zellen aufwenden müssen, um das Wasser den Capillaren zu entziehen, dieser Capillarkraft gleich sein muss.

Dieser Satz hat, wie jedem einleuchten wird, allgemeine Giltigkeit und so können wir sagen: Jede Theorie, welche der Capillarkraft eine active Rolle zuschreibt bei der Hebung

des Wassers in der Pflanze, beruht auf einem logischen Fehler, verstösst gegen das Gesetz der Erhaltung der Kraft.

Die Capillarität kann also nicht das hebende Moment bei der Wasserbewegung in den Rhizoiden sein; wie sieht es nun aber mit dem negativen Druck aus. Wir denken uns ein mit Wasser gefülltes Rhizoid, welchem von den saugenden Blattzellen Wasser entzogen wird. Hierdurch entsteht ein luftleerer Raum, welcher sich mit Wasserdampf — oder wie man gewöhnlich sagt mit Luft von niederer Spannung — füllt und in diesen luftleeren Raum wird dann durch den Atmosphärendruck wieder Wasser hineingepresst.

Denken wir uns eine dehnbare Gummiblase mit einer gewöhnlichen Luftpumpe auf derartige Weise in Verbindung gesetzt, dass die Luft, welche aus der Glocke gepumpt wird und gewöhnlich frei entweicht, sich jetzt in der Gummiblase ansammle. Bei jeder Bewegung des Saugers muss jetzt eine gleichgrosse Kraft ausgeübt werden, wie in dem gewöhnlichen Fall, wo die Luft frei entweichen kann. Die Luft, welche unter der Glocke nicht unter dem Atmosphärendruck steht, wird von hier aus in die Gummiblase gebracht, welche sich dabei ausdehnt. Bei dieser Dehnung muss der Atmosphärendruck überwunden werden. Diesen Vorgang kann man sich nun noch dahin abgeändert denken, dass durch eine sehr enge Oeffnung in der Glocke Luft von aussen hineinströmen kann, während gleichzeitig immer soviel ausgepumpt wird, dass die Spannung unter der Glocke niedriger als der Barometerstand bleibt. Bei der Bewegung des Saugers wird Energie verbraucht, beim Einströmen der Luft durch die Oeffnung wird Energie frei. Beide Mengen müssen, wenn wir uns den ganzen Apparat als ohne Reibung functionirend denken, einander gleich sein. Von dieser Gleichheit kann man eine bessere Anschauung bekommen, wenn man sich vorstellt, dass die Luft, welche durch die kleine Oeffnung in die Glocke hineinströmt, vermittelst eines Röhrchens aus der dehnbaren Gummiblase, in welcher die ausgepumpte Luft sich ansammelt, entweicht. Wenn wir jetzt die Oeffnungsweite so reguliren, dass die Spannung unter der Glocke während des Pumpens gleich bleibt, dass also immer ebensoviel Luft aus der Glocke in die Gummiblase hineingepumpt wird, als durch den Atmosphärendruck aus der Gummiblase in die Glocke gepresst wird, dann ist es klar, dass — die Reibung natürlich ausgenommen — hierbei keine Energie gewonnen wird. Denken wir uns jetzt ein Rhizoid, dessen basaler Theil von einigen lebenden Zellen umgeben

ist, und welches mit seinem unteren Ende in das im Boden befindliche Wasser hineinragt. Die lebenden Zellen entnehmen in einer bestimmten Zeit mehr Wasser aus dem Rhizoid als aus dem Boden nachfliessen kann: es entsteht eine Dampfblase. Wird jetzt durch den Atmosphärendruck $^1/_{100}$ mg Wasser in das Rhizoid hineingepresst und zugleich $^1/_{100}$ mg Wasser von den lebenden Zellen aus dem Rhizoid gesogen, so ist es einleuchtend, dass bei dieser theilweisen Entleerung des Rhizoids durch die lebenden Zellen ebensoviel Energie verwendet wird — bei der Ausdehnung dieser Zellen muss doch der Atmosphärendruck überwunden werden — als beim Hineinpressen von Wasser in das Rhizoid frei wurde. Auch die Meinung, dass der Luftdruck eine active Rolle bei der Wasserbewegung spiele, beruht also auf der unklaren Vorstellung, als ob die saugenden Zellen einen geringeren Kraftaufwand brauchten, wenn sie den Atmosphärendruck überwinden bei der Aufnahme des Wassers, als die Kraft, durch welche das Wasser durch den Atmosphärendruck in die luftleeren Bahnen hineingepresst wird. Auch der Luftdruck kann also keine wirklich hebende Kraft sein bei der Wasserbewegung, da die ganze Kraftleistung, welche scheinbar gewonnen wurde bei Hineinpressen des Wassers in den luftleeren Raum doch wieder von den lebenden Zellen ausgeglichen wird, welche später wieder bei ihrer Ausdehnung den Luftdruck überwinden müssen. Dieser Vorgang kann verdeckt sein durch osmotische Processe und dadurch, dass die Ausdehnung der saugenden Zellen wieder durch Verdunstung ausgeglichen wird, das Princip bleibt aber doch richtig und allgemein giltig und so können wir auch hier sagen: Jede Theorie, welche dem Luftdruck eine active Rolle zuschreibt bei der Hebung des Wassers in der Pflanze, beruht auf einem logischen Fehler, verstösst gegen das Gesetz der Erhaltung der Kraft.

Auf die secundäre Rolle, welche Capillarität und Luftdruck bei der Wasserbewegung spielen, kommen wir weiter unten noch zurück. Zuerst wollen wir die einzige bei der Hebung des Wassers wirklich thätige Kraft uns etwas näher ansehen. Zu dem Ergebniss, dass Capillarität und Luftdruck keine wirklich hebenden Kräfte in der Pflanze sind, hätten wir auch auf einem anderen Weg gelangen können. Alle Energie, welche sich in der Pflanze in verschiedener Form zeigt, stammt in letzter Instanz von der Sonne. Die Energie, welche für die Hebung des Wassers gebraucht wird, muss also entweder direct oder indirect von der Sonne stammen, entweder muss die Wärme, welche an der Oberfläche der verdunstenden Zellen das

Wasser verdunstet, die eigentliche hebende Energie sein, oder die Sonnenenergie muss in gespeicherter Form als chemische oder osmotische Energie an anderen Orten angewandt werden. Derartige gespeicherte Energie kann aber nur in lebenden Zellen zur Geltung kommen, bei den rein physikalischen Vorgängen, welche der Luftdruck und die Capillarität in den Leitungsbahnen uns zeigen, kommt eine derartige gespeicherte Energie nicht in Frage; es war also schon von vornherein zu erwarten, dass diese Theorien, welche als Endergebniss ihrer Vorgänge uns wohl ein Mehr an Energie an einem Ort, aber kein entsprechendes Weniger an einem anderen Orte zeigten, also so zu sagen ein perpetuum mobile vorführten, auf Trugschlüssen beruhen.

Wie können wir uns jetzt den Vorgang der Saftsteigung in den Rhizoiden der Marchantiaceen denken? Von den Zellen des Assimilationsgewebes ist die Zellwand mit Wasser imbibirt. Sind jetzt die Bedingungen für Verdunstung günstig, dann verdunstet dieses Wasser. Es ist klar, dass bedeutend mehr Wärme gefordert wird, um das Wasser aus dem feinen Capillarsystem der Zellwände zur Verdampfung zu bringen, als nothwendig wäre, um eine gleiche Menge freien Wassers in den dampfförmigen Zustand überzuführen; diesem Mehr an Wärme entspricht die bei der Hebung zu leistende Energie. Die Zellwand zieht wieder Wasser aus dem Zellinhalt an sich, dadurch sinkt der Turgor in diesen Zellen.

Wie Pfeffer in sehr klarer Weise zum Ausdruck gebracht hat, „findet der höchste zulässige Werth der wasseranziehenden Energie seinen Ausdruck in der Senkung der Turgorkraft unter den, in den gegebenen Bedingungen maximalen Turgescenzzustand, denn mit Erreichung des letzteren ist, wie hoch die osmotische Kraft immer sein mag, eine wasserfördernde Wirkung ausgeschlossen".

Die Zellen, in welchen der Turgor infolge der Verdunstung etwas gesunken ist, entnehmen nun wieder Wasser aus den angrenzenden Zellen und so pflanzt sich jede geringe Turgorsenkung fort bis zu den lebenden Zellen, welche unmittelbar an die todten Rhizoiden grenzen.

Diese lebenden Zellen üben nun eine Saugung aus auf das in dem Rhizoid befindliche Wasser und man kann sich leicht denken, dass in den meisten Fällen — das heisst, wenn die Verdunstung nicht sehr stark und der Boden genügend feucht ist — diese Saugung sich durch das in dem Rhizoid befindliche Wasser fortpflanzt bis zu dem im Boden capillar festgehaltenen Wasser. Hier hätten wir

also einen gewöhnlichen, einfachen Wasserfaden, wie Askenasy sie sich in den höheren Pflanzen vorstellt. Um nun aber klar zu werden über die Vorgänge bei der Blasenbildung, müssen wir unsere Betrachtungen wieder allgemeiner machen.

Wir wissen aus den Abhandlungen von Askenasy, dass die Cohäsion des Wassers eine sehr hohe ist; wie kann nun von den lebenden Zellen eine so starke Saugung ausgeübt werden, dass diese Cohäsion überwunden wird, wie es doch unzweifelhaft der Fall ist beim Auftreten der Dampfblasen?

Pfeffer hob auch schon hervor, dass die Blattzellen nicht über so grosse Kräfte verfügen, indem er sagte: „So geringe Energie aber, wie sie in den Gefässbündelendigungen bei der Wasserbewegung zulässig scheint, ist jedenfalls unzureichend, um die Filtration einer ausreichenden Wassermenge durch längere Strecken des Holzkörpers zu erzielen, ganz abgesehen davon, dass mit so geringer Kraft eine Hebung bis in hohe Bäume unmöglich ist. Ohne irgend eine bestimmte Voraussetzung über die Mechanik der Wasserbewegung in den Leitbahnen, kommen wir also zu dem übrigens auch schon aus anderen Argumentationen gezogenen Schlusse, dass das Wasser anderweitig, d. h. durch in den Leitbahnen entwickelte Kräfte, in die Höhe geschafft und somit das in solcher Weise auf höheres Niveau gehobene Wasser den aus den Gefässbündeln schöpfenden Zellen geboten wird.“

Meiner Meinung nach ist der Ausdruck Wasserfäden, welche in den letzten Arbeiten über Saftsteigung (Vesque, Strasburger, Askenasy) eine grosse Rolle spielt, ein sehr unglücklich gewählter, weil mit diesem Ausdruck unwillkürlich die Vorstellung verbunden wird, als ob von jeder saugenden Zelle aus ein überall gleichdicker Wasserfaden bis in die Wurzel herabreichte, welcher Faden dann als ganzes gehoben werden müsste. Dies ist aber bekanntlich nicht der Fall; die totale Oberfläche, womit die saugenden Zellen an die Leitungsbahnen angeschlossen sind, ist viel grösser, als der sehr stark eingeengte Querschnitt der Wasserfäden im Stamme. Bei Verwendung dieses Wortes „Wasserfäden“ muss man immer scharf im Auge behalten, dass diese Wasserfäden sozusagen, oben, wo sie an die Zellen anschliessen, stark trichterförmig erweitert sind.

Ein kurzes Eingehen auf die sehr instructiven von Askenasy zuerst angestellten Versuche wird vielleicht zur Klärung der Frage des Saftsteigens noch etwas beitragen können. Dass die Energie, welche in diesen Versuchen das Quecksilber hob, in letzter Instanz

auch wieder die Wärme war, wird einleuchten. An der Oberfläche des Gypspfropfens finden sich zahllose kleine Capillarräume, woraus das Wasser verdunstet und welche sich dann wieder mit Wasser vollsaugen. Wie gross ist nun die saugende Kraft, welche von so einer einzelnen Capillare ausgeht? Wenn man die Zahl der Capillaren kennte, wäre die Berechnung leicht, denn die in einer bestimmten Zeit geleistete Arbeit ist bekannt. So würde in dem in der zweiten Abhandlung von Askenasy auf Seite 13 beschriebenen Versuch das Quecksilber innerhalb 56 Stunden bis 72 cm also im Mittel 36 cm hoch gehoben. Kennt man die Weite der Röhre, dann ist also die in der Zeiteinheit von der ganzen verdunstenden Oberfläche verrichtete Arbeit, und wenn die Zahl der Capillaren bekannt ist, die von jeder einzelnen Capillare verrichtete Arbeit bekannt. Dass man, wenn die in bestimmter Zeit durch eine Kraft verrichtete Arbeit bekannt ist, die Grösse der Kraft sogleich berechnen kann, dürfen wir als bekannt annehmen. Es wird klar sein, dass sich für jede einzelne Capillare der Gypsoberfläche die verrichtete Arbeit und die angewandte Kraft minimal klein ergeben würden und dass erst durch Summirung die Resultate einigermassen erheblich werden. Askenasy bemerkt auch, dass, wenn er eine grössere verdunstende Gypsoberfläche benutzte, die Steigung schneller, also die in der Stunde geleistete Arbeit grösser wurde. Dass man diese Analogie leicht auf das Saftsteigungsproblem übertragen kann, ist ohne Weiteres klar.

Vielleicht kann man die Bedeutung der Cohäsion des Wassers mit Umgehung des ominösen Wortes „Wasserfaden“ besser folgendermaassen ausdrücken:

Durch die Cohäsion des Wassers kann jede saugende Kraft, welche auf eine zusammenhängende Wassermasse an irgend einer Stelle ausgeübt wird, fortgepflanzt werden in jede beliebige Richtung. Ist nun auf einem bestimmten Punkt dieser zusammenhängenden Wassermasse diesen Kräften ein Angriffspunkt geboten, so concentriren sie sich hierauf, wobei die ausgeübte Arbeit von der Summe der wirkenden Kräfte abhängig ist.

Jetzt wird es auch klar, wie es möglich ist, dass die Cohäsion des Wassers an irgend einer Stelle unterbrochen werden kann. Hierbei ist nur für den ersten Moment ein directes Abreissen von zwei Wassertheilchen von einander nothwendig. Sobald hierdurch eine, ursprünglich minimal kleine Dampfblase entstanden ist, braucht zur

Vergrösserung dieser Blase kein Abreissen von Wassertheilchen von einander, sondern nur eine seitliche Verschiebung stattzufinden. Zu dieser seitlichen Verschiebung ist so gut wie keine Kraft nothwendig; wenn die Dampfblase also nur einmal entstanden ist, geht die weitere Ausbreitung unter dem Einfluss der „Zugspannungen“ leicht vor sich. Wenn man sich jetzt denkt, dass der eine Punkt, worin alle saugenden Kräfte sich summiren, nur minimal klein zu sein braucht, wir können uns z. B. die saugende Oberfläche $10\mu^2$ und die Stelle, wo sich die Kraft concentrirt, $(^1/_{10}\mu)^2$ denken, dann wird es klar, dass auch von relativ geringen saugenden Kräften an diesen einzelnen Stellen eine sehr grosse Kraft entwickelt werden kann, in dem gewählten Beispiel eine tausendfache.

Kehren wir nun wieder zu den Zäpfchenrhizoiden zurück, so erinnern wir uns, dass wir in diesen derartige Dampfblasen entstehen sahen. Die Bedingung hierzu ist natürlich, wie jetzt klar gelegt ist, darin zu suchen, dass nicht genügend rasch Wasser aus dem Boden zufliessen konnte. Dass die Blasen sich unter Einwirkung der Zugspannung ausdehnen, wie es die directe Beobachtung ergab, wird auch ohne Weiteres klar sein. Die Bedeutung der Zäpfchen in den damit ausgestatteten Rhizoiden möchte ich, was ja auch durch die directe Beobachtung bestätigt worden ist, darin suchen, dass hierdurch einmal entstandene Dampfblasen in der Mitte aufgespannt gehalten werden, und so zwischen der Wand und der Blase die Communication von dem Wasser oberhalb und unterhalb der Blase freigehalten wird. Andererseits sahen wir, wie diese Communication in den glatten Rhizoiden sogleich unterbrochen wurde. Dass dieser Zusammenhang erhalten bleibt, hat einerseits für die Pflanze die Bedeutung, dass noch mehr Wasser zufliessen kann und also die Rhizoiden nicht functionsunfähig werden, gerade in dem Moment, wo die Pflanze am meisten Wasser braucht; zweitens gestatten die Zäpfchen, wenn die Wasserzufuhr ganz aufhört, eine völlige Entleerung. In welchen Fällen die eine, in welchen die andere Eigenschaft mehr in den Vordergrund rückt, werden wir weiter unten erfahren.

Die Zäpfchen in den Zäpfchenrhizoiden der Marchantiales haben also den Zweck, den störenden Einfluss, welchen eventuell — in Folge starker Zugspannungen — auftretende Dampfblasen auf die Wasserbeförderung ausüben könnten, möglichst zu beseitigen und eine Wasserbewegung in den Rhizoiden an den Dampfblasen vorbei zu ermöglichen.

Ohne hier auf Askenasy's Theorie über die Bewegung des Wassers an den „Luftblasen“ vorbei und über das Auftreten von hohlen Wasserfäden eingehen zu wollen, möchte ich auf eine frappante Analogie hinweisen, welche zwischen dem Tracheidenmantel der Gefässe im Holze vieler Dicotylen und den Zäpfchen der Zäpfchenrhizoiden unverkennbar ist. Auch durch den Tracheidenmantel ist eine Bewegung an Dampfblasen vorbei und eine Entleerung auch der unteren Hälfte des Gefässes worin die Dampfblase auftrat, ermöglicht.

Zum Schluss dieser „Theoretischen Betrachtung über die hebenden Kräfte bei der Wasserbewegung“ möchte ich nochmals bemerken, dass sie, soweit nicht direct auf die Marchantiaceen bezüglich, nur als eine in diesem Zusammenhang unumgängliche vorläufige Mittheilung zu betrachten ist.

G) Secundäre Vorgänge in den Leitungsbahnen; Leitungsfunction und Speicherfunction der Rhizoiden.

Wir haben gesehen, wie alle Kraft, welche zur Hebung des Wassers in den Leitungsbahnen nothwendig ist, in letzter Instanz von der Verdunstung herrührt, und wie zuerst die Imbibitionskraft der Zellwand, dann die Turgorerniedrigung in den verdunstenden Zellen selbst und zuletzt die durch die lebenden Zellen fortgepflanzte geringe Turgorerniedrigung der an die Bahnen grenzenden Zellen als eben so viele Zwischenstufen auftreten, wodurch die bei der Verdunstung in andere Form übergeführte Energie fortgeleitet wird. Wenn nun in Folge der Saugung dieser lebenden, an die todten Rhizoiden grenzenden Zellen in letzteren die Wasser-Cohäsion unterbrochen wird, entstehen zuerst Dampfblasen, welche sich beinahe unmittelbar mit Wasserdampf von der bei gewöhnlicher Temperatur sehr niedrigen Maximalspannung füllen. Bei dem Entstehen dieser Dampfblasen leisten die saugenden Zellen ein Mehr an Energie, als unmittelbar zur Hebung von Wasser Verwendung finden kann. Dieses Mehr wird in diesen Blasen sozusagen gespeichert, und entwickelt sich nachträglich, wenn die starke Saugung aufgehört hat, in der Form von Capillarität und Luftdruck.

Die Leitungsbahnen spielen also zugleich einigermassen die Rolle eines Reservoirs, woraus in den Perioden starker Verdunstung, am Tage also, mehr Wasser geschöpft werden kann als zugeführt wird, während in den Perioden herabgesetzter Verdunstung (in der Nacht) dieses Reservoir sich wieder ganz anfüllt. Bei diesem Vorgang, wobei

die Dampfblasen durch Capillarität (Oberflächenspannung) und Luftdruck wieder verschwinden, können natürlich im Sinne von Schiffner und Stephani die Zäpfchen eine vermehrte Capillarität, also ein rasches Verschwinden der Blasen bewirken, wie dies auch die Beobachtung bestätigt hat; dagegen geht die Ausbreitung in die Länge der einmal entstandenen Dampfblasen, auch schwieriger und langsamer vor sich, weil dabei die vermehrte Capillarität als hemmendes Moment zur Geltung kommt.

Da, wo in der Litteratur von den in den Leitungsbahnen entstehenden Blasen die Rede ist, wird noch meistens der Ausdruck Luftblase verwendet, obwohl dafür, dass sich wirklich Luft in diesen Blasen befindet, noch nie ein genügender Beweis erbracht worden ist. In allen Fällen, wo man versucht hat, die Anwesenheit von Luft in diesen Blasen nachzuweisen, ist der Einwand nicht vermieden worden, dass die Luft stammen konnte entweder aus Intercellularen oder aus dem schon nicht mehr functionirenden lufthaltigen Holze. Bereits von Scheit wurde mit Nachdruck behauptet (41) und experimentell zu bestätigen gesucht, dass in den functionirenden Leitungsbahnen wohl Wasserdampf-, aber keine Luftblasen vorkommen. Bekanntlich weist die schnelle Zusammenziehung bei erneuertem Wasserzusatz hierauf hin; man spricht aber noch immer von der verdünnten Luft in den Blasen, welche entweder aus dem Wasser stammen oder von aussen hineindiffundiren soll.

Wir können also jedenfalls annehmen, dass im Innern der unverletzten Rhizoiden unter natürlichen Umständen keine Luft einzudringen vermag. Auch wenn also die Entleerung sehr weit gegangen ist, findet sich im Innern ein luftleerer, mit Wasserdampf gesättigter Raum. Da die Wand für Wasser leicht durchlässig ist, so wird bei jeder Anfeuchtung unmittelbar das Wasser durch den Atmosphärendruck in diesen luftleeren Raum hineingepresst. Man kann sich leicht vorstellen, welche grosse Bedeutung diese Undurchlässigkeit der Membran für Luft, für eine rasche Aufnahme von Wasser hat.

Bei den Marchantiaceen sind hauptsächlich zwei verschiedene Typen der Wasserversorgung zur Ausbildung gekommen. Der eine Typus lebt an Stellen, wo immer Wasser zur Verfügung steht. Hier wird also, auch wenn während des Tags mehr Wasser aus den Rhizoiden entnommen wird, als sie aufzunehmen im Stande waren, doch nie die Entleerung eine weitgehende sein und in der Nacht eine völlige Wiederanfüllung stattfinden. Beim anderen Typus ist mehr die Speicherfunction in den Vordergrund gerückt; diese Xerophytenformen kommen

an trockenen Stellen vor und haben sich an ein abwechselndes Sistiren und Wiederaufnehmen der Lebensfunctionen angepasst; sie nehmen bei jeder Befeuchtung möglichst viel Wasser auf, um mit diesem aufgenommenen Wasser möglichst lang in die trockene Periode hinein vegetiren zu können. Diese Lebensweise verlangt, wie leicht erklärlich ist, dass die Rhizoiden bei den Xerophyten in sehr grosser Zahl auftreten. Auch als eine nicht so unmittelbar einleuchtende Folge der Standortsverhältnisse betrachte ich es, dass die Zäpfchen bei den echten Xerophyten meistens klein und die Wand dünn ist.

In den Rhizoiden, wo die Leitung in den Vordergrund tritt, dürfen wir eine starke Wand erwarten, da die Leitung beeinträchtigt würde, wenn in Folge der Zugspannung Collabirungserscheinungen aufträten; hier dürfen wir auch ziemlich grosse, dicht gedrängte Zäpfchen erwarten, weil das Auftreten der Dampfblasen nur eine störende Nebenerscheinung der Wasserbewegung ist. Da, wo die Speicherfunction vorherrscht, ist das Auftreten der Dampfblasen nicht mehr eine störende Nebenerscheinung, sondern es werden jedesmal in der trockenen Periode nach und nach die Rhizoiden ganz entleert; hier kehrt also das Auftreten der Dampfblasen regelmässig wieder. Wir können uns leicht denken, dass eine dünnere Wand und kürzere Zäpfchen eine totale Entleerung, also eine völlige Ausnutzung des Wassers besser ermöglichen als die starke Wand mit den grösseren Zäpfchen der mehr an die Leitungsfunction angepassten Rhizoiden. Die kleinen Zäpfchen dieser Speicherrhizoiden haben natürlich die Aufgabe, einer gänzlichen Unterbrechung der Communication vorzubeugen, so dass immer das ganze Rhizoid entleert werden kann.

Von den auch in anderen Hinsichten noch weiter auszuführenden sechs biologischen Haupttypen können wir, was die verschiedene Ausbildung der Rhizoiden betrifft, jetzt schon ziemlich deutliche Unterschiede zwischen den folgenden vier Typen angeben.

1. Die echten Xerophyten, welche ihre Lebensfunctionen zu sistiren und wieder aufzunehmen vermögen. Scharf ausgeprägt ist dieser Typus bei Plagiochasma Aitonia, Grimaldia dichotoma, Targionia hypophylla, Corsinia marchantioides, Oxymitra pyramidata und Riccia lamellosa. Diese zeigen alle eine sehr starke Entwickelung der Rhizoide; es bildet sich oft ein förmlicher Filz von Rhizoiden, die dann meist ziemlich kleine Zäpfchen und oft eine ziemlich dünne Wand haben.

2. Der Lunularia-Typus. Diese Arten sind nicht in der Weise an Eintrocknen und Wiederaufleben angepasst wie die vorigen;

sie kommen vor an Stellen, wo immer Wasser, aber nicht sehr reichlich, zur Verfügung steht, an grasigen, oft etwas beschatteten Standorten. Die Verdunstung ist, wie wir weiter unten noch zeigen werden, ziemlich stark; die Anforderungen an das Leitungssystem sind wegen der starken Verdunstung und der Schwierigkeit der Wasseraufnahme sehr gross; die Zäpfchen zeigen starke, oft sehr starke Entwickelung. Hierhin gehören ziemlich viele Arten: Lunularia cruciata, Preissia commutata, Reboulia hemisphaerica u. s. w. Die extremste Ausbildung der Zäpfchen fand ich im Inflorescenzstiel von Preissia commutata, wo sie bis über die Mitte des Rhizoidenquerschnitts hervorragen.

3. Die echten Hygrophilen. Diese kommen an sehr feuchten, schattigen Orten vor, wo infolge der geringen Luftbewegung die Verdunstung sehr herabgesetzt ist. Die Anforderungen an das Leitungssystem sind schwach; hier zeigt sich gegenüber dem Lunulariatypus eine bedeutend geringere Entwickelung der Zäpfchen, die Wand ist aber meist starr und collabirt nicht. Typische Repräsentanten sind Cyathodium, Marchantia chenopoda, Dumortiera hirsuta. Einen Uebergang zwischen dem Lunulariatypus und den echten Hygrophilen stellt Fegatella conica dar.

4. Von dem vierten, hier zu nennenden Entwickelungstypus ist mir nur ein Vertreter bekannt, Marchantia polymorpha. Diese ist eine echte Sumpfpflanze, gebunden an sehr feuchten, aber ganz offenen, oft besonnten Standort. Im Zusammenhang mit der sehr starken Verdunstung und der sehr leichten Wasseraufnahme, zeigen hier die Zäpfchenrhizoiden eine Differenzirung, die darin besteht, dass erstens gewöhnliche vorkommen, wie beim Lunulariatypus, aber daneben noch sehr weite, relativ dünnwandige, welche sich nicht zu Bündeln vereinigen und nicht im Schutze der Schuppen verlaufen, aber über die ganze Unterseite des Thallus zerstreut, entspringen und sogleich senkrecht abstehend in den ganz mit Wasser gesättigten Boden eindringen. Die grössere Weite und relative Dünnwandigkeit sind hier wohl Anpassungen, welche mit der sehr reichlichen Wasserversorgung des Thallus im Zusammenhang stehen. Bei diesen weiten Rhizoiden findet man meistens eine spiralige Anordnung der Zäpfchen, welche dann oft über die Länge eines halben oder drittel Kreises zusammenverwachsen (Fig. 7). Hierdurch entstehen kurze Aussteifungsleisten, wie man sie in einem Schraubengefäss erhalten würde, wenn ziemlich unregelmässige Stücke aus den Schraubenbändern fortgenommen oder nach oben oder unten verschoben würden. Diese spiralige Anordnung

und seitliche Verwachsung der Zäpfchen, welche überall in der Litteratur als auf die ganze Gruppe der Marchantiales bezüglich erwähnt wird, habe ich in diesen weiten Rhizoiden der Marchantia polymorpha immer, aber bei anderen Species nur ausnahmsweise angetroffen.

Ich möchte vermuthen, dass hier die Zäpfchen secundär in einen Aussteifungsmechanismus umgewandelt sind, der für diese sehr weiten und dünnwandigen Rhizoiden gewiss eine grosse Bedeutung hat.

H) Die Anordnung der Zäpfchenrhizoiden.

Nebenbei wurde schon öfters bemerkt, dass die Zäpfchenrhizoiden an der Unterseite des Thallus im Schutze der Schuppen verlaufen. Diese Schuppen sind bei den verschiedenen Arten sehr verschieden entwickelt, in einigen Fällen (z. B. Corsinia) stehen sie regellos vertheilt, bei den Ricciaarten findet sich ursprünglich eine Längsreihe von Schuppen, welche durch Zerreissung in je zwei gleiche Hälften gespalten werden; bei den meisten Vertretern dieser Gruppe finden wir sie aber in zwei Reihen angeordnet.

Meistens verlaufen sie eine kleine Strecke parallel der Mittelrippe und strahlen dann bogig von hier aus, wobei sie bei verschiedenen Arten verschieden weit auf dem Thallus verlaufen. Die Zäpfchenrhizoiden entspringen beinahe ausschliesslich unter diesen Schuppen und man kann also aus der Verbreitung dieser Schuppen über den Thallus sogleich auch die Verbreitung der Zäpfchenrhizoiden erkennen. An der Mittelrippe laufen die einander folgenden, verschiedenaltrigen Schuppen eine kleine Strecke lang parallel, wobei die ältesten aussen liegen.

Die Schuppen dienen offenbar zum Schutze der Zäpfchenrhizoiden gegen Verdunstung und Dislocirung; besonders die erstere Rolle ist sehr augenfällig. Bei den Xerophyten finden wir die Schuppen sehr stark entwickelt; sie betheiligen sich hier oft an der Bildung eines dichten Filzes, wo nicht nur im Innern der Rhizoide, sondern auch durch capillare „Dochtwirkung“ sehr viel Wasser gehalten werden kann.

Am schönsten und regelmässigsten ist die Anordnung bei den Vertretern des Lunulariatypus, besonders bei denjenigen Arten, welche, wie Preissia, schon etwas trockeneren Standort bevorzugen. Wir sehen auf dem Querschnitt (Fig. 8), wie regelmässig an der Mittelrippe die Schuppen einander wechselnd überlagern, und wie in der Achsel jeder Schuppe ein kleineres Rhizoidenbündel und in der Mitte das durch Vereinigung der kleineren entstandene grössere ver-

läuft. Die Schuppen sind in diesem Falle stark der Thallusunterseite angedrückt und die Rhizoiden also so viel wie möglich gegen Verdunstung geschützt.

Wenn wir hiermit z. B. einen Querschnitt durch die hygrophil ausgebildete Fegatella conica vergleichen (Fig. 9), dann sehen wir, wie hier die Schuppen nicht übereinander greifen, sondern weiter aus einander gerückt sind. Bei Fegatella conica entspringen die Zäpfchenrhizoiden auch zwischen den der Mittelrippe parallel verlaufenden Schuppen, vielleicht mögen letztere infolge dessen geeignet sein, starken Dislocirungen vorzubeugen. Bei den ganz hygrophil ausgeprägten Dumortiera hirsuta, Cyathodium und Marchantia chenopoda sind die Schuppen so gut wie nicht entwickelt (Fig. 10). Bei Marchantia polymorpha sind die Medianschuppen nicht besonders stark, stärker sind sie dagegen wieder bei anderen Marchantiaarten, M. palmata und M. geminata. An der sehr verschiedenen Ausbildung der Schuppen in der Gattung Marchantia ist leicht zu erkennen, dass hier die Vegetationsbedingungen die Ausbildung bedingt haben. Die Ausbildung der Schuppen bei den Arten M. chenopoda, nitida, palmata und geminata hält gleichmässig Schritt mit der Ausbildung des Assimilationsgewebes, der Athemöffnungen und dem ganzen Habitus, welche, in dieser Richtung fortschreitend, deutlich darauf hinweisen, dass M. chenopoda eine typische hygrophile Schattenpflanze ist, M. geminata dagegen schon zu den an trockeneren Standort gebundenen Vertretern des Lunulariatypus gehört. Während M. chenopoda nur vereinzelte Zäpfchenrhizoiden führt, finden wir deren bei M. nitida schon mehr, bei M. palmata ziemlich viele und bei M. geminata die Anfänge einer Filzbildung.

Sehr interessant ist auch das Verhalten der Rhizoiden im Inflorescenzstiel. Bekanntlich kommen hier ein oder zwei Bündel von Zäpfchenrhizoiden vor. Diese Bündel liegen immer in Rinnen eingesenkt und können in verschiedenen Fällen durch Schuppen geschützt sein. Sehr gut geschützt sind diese Bündel z. B. bei Preissia, M. polymorpha und M. geminata (Fig. 12). Etwas weniger tief liegen sie bei M. palmata. Vollkommen mit dem ganz offenen und besonnten, aber sehr wasserreichen Standort in Einklang ist die Thatsache, dass M. polymorpha am Thallus eine relativ schwache Schuppenbildung zeigt; die Zäpfchenrhizoiden brauchen hier unmittelbar über dem wassergesättigten Boden keinen ergiebigen Verdunstungsschutz, während im Inflorescenzstiel die Bündel sehr tief eingesenkt

und durch drei oder vier abwechselnd über einander greifende, stark angedrückte Schuppen geschützt sind. Schon Mirbel gibt sehr gute Zeichnungen von Querschnitten des Stieles. Bei der hygrophilen Fegatella conica und Dumortiera hirsuta liegen die Bündel in offenen Rinnen, von denen bei Fegatella eine, bei Dumortiera zwei vorhanden sind. Bei Fegatella besteht das Bündel nur aus sehr wenigen Rhizoiden, bisweilen scheinen gar keine in der Rinne vorzukommen; damit steht wieder in Einklang, dass der Hut, wie wir noch sehen werden, einen ziemlich starken Verdunstungsschutz zeigt.

Interessant ist auch das Verhalten von Lunularia. L. cruciata hat im Inflorescenzstiel keine Rinne und bildet an der Inflorescenz gar keine Rhizoiden; sie bildet aber auch eine Ausnahme in anderer Richtung, insofern sie keine Athemöffnungen am Hute besitzt. Wenn wir sie auch noch in Bezug auf Blüthezeit mit unserer gewöhnlichen M. polymorpha vergleichen, so fällt uns auf, dass Lunularia cruciata sehr früh im Frühling fructificirt, während Marchantia polymorpha den ganzen Sommer hindurch reichlich Antheridien- und Archegonienscheiben bildet.

I) Die glatten Rhizoiden.

Wenn wir, wie ich klar zu legen versucht habe, in den Zäpfchenrhizoiden die eigentlichen Wasserleitungselemente zu suchen haben, dann müssen wir uns die Frage vorlegen, was denn eigentlich die Function der glatten Rhizoiden ist. Nebenbei dienen diese natürlich auch der Wasserleitung, aber ihre Hauptfunction möchte ich suchen in der Anheftung des Thallus. Desshalb entstehen sie zuerst an keimenden Brutknospen, daher auch ihr bevorzugtes Vorkommen an der Mittelrippe. Bei geringen Turgoränderungen zeigt der Thallus der meisten Marchantiaceen eigenthümliche unregelmässige Krümmungen. Die echten Xerophyten schlagen beim Eintrocknen die Ränder regelmässig nach oben um.

Wegen dieser regelmässigen und unregelmässigen Bewegungen darf, wie ohne Weiteres einleuchtend ist, die Befestigung nicht durch die ganze Oberfläche stattfinden, sondern nur an der Mittelrippe. Dass die glatten Rhizoiden als die ursprünglichere Form zu betrachten sind, ist wohl nicht fraglich; man kann sich den Unterschied in der Differenzirung so entstanden denken, dass diejenigen Rhizoiden, welche durch ihre Lage mehr die Anheftung besorgten, nicht weiter aus-

gebildet wurden, während die anderen zu typischen, hoch specialisirten Wasserleitungsröhren wurden.

Dass die glatten Rhizoiden auch noch nebenbei Wasser leiten, ergibt sich aus dem Auftreten des negativen Drucks, aus der directen Beobachtung, wie auch aus der Thatsache, dass bei den Hygrophilen die Zäpfchenrhizoiden an Zahl oft sehr zurücktreten gegenüber den glatten Rhizoiden. So treten bei Marchantia chenopoda beinahe ausschliesslich glatte Rhizoiden auf; von Cyathodium wird von Leitgeb (23) und Schiffner (43) angegeben, dass nur glatte Rhizoiden, aber hiervon zwei Arten vorkommen sollen. Zur Untersuchung lagen mir vor zwei Cyathodium-Arten, beide von Herrn Prof. Stahl auf Java an sehr feuchten und schattigen Stellen gesammelt und von ihm schon als „leuchtend“ (48) beschrieben. Leider fructificirte keines von beiden, so dass nur die Gattung aus dem Bau zu erkennen war. Bei beiden Species fand ich jedesmal nur eine Art von glatten Rhizoiden auf, bei der einen Art mit spärlichen Zäpfchenrhizoiden gemischt.

Hier können wir auch noch im Kurzen auf eine merkwürdige Erscheinung, auf die von Kny (21) zuerst für Marchantia polymorpha und Lunularia vulgaris angegebenen Durchwachsungen der Rhizoiden eingehen. Dieselben kommen besonders bei letzterer Art sehr häufig vor, oft in so grosser Zahl, dass der Gedanke nahe gelegt wird, dass wir hier nicht einen abnormalen, so zu sagen krankhaften Process vor uns haben, sondern eine im Dienste der Wasserleitung stehende Vorrichtung. Dieser Gedanke wird noch verstärkt, wenn man sieht, wie bei Lunularia die Zäpfchenrhizoiden an Zahl zurücktreten, und beinahe ausschliesslich bei den glatten Rhizoiden diese Durchwachsungen vorkommen. Man kann sich leicht denken, dass dieses System von zwei oder drei in einander gesteckten Röhren, auf dieselbe Weise der Wasserleitung zu Nutze kommt, wie die Zäpfchen in den damit ausgestatteten Rhizoiden. Wenn durch eine Dampfblase, entweder in der weiteren oder in der engeren der zwei Röhren, stellenweise der Durchgang für Wasser unterbrochen ist, so kann dasselbe an dieser Dampfblase vorbei wandern, wenn die äussere Röhre unwegsam geworden ist, durch die innere; wenn die innere selbst unwegsam geworden, dann bleibt der Weg aussen herum zwischen den Wänden der beiden in einander gesteckten Rhizoiden doch immer frei.

Bei der Bildung dieser Durchwachsungen scheinen auch noch unbekannte Ursachen mit zu wirken; ich fand sie nämlich im Früh-

ling und Sommer in grosser Zahl an Lunularia, im Herbste am selben Standort aber viel seltener, dagegen wieder mehr gewöhnliche und Zäpfchenrhizoiden. Auch bei Marchantia polymorpha und dann noch bei M. palmata, Plagiochasma crenulatum und Fegatella conica fand ich sie bisweilen, auch beinahe immer an den glatten Rhizoiden.

Abschnitt II. Spaltöffnungen und Epidermis.

Mit der zunehmenden Differenzirung der verschiedenen Gewebe im Thallus der Marchantiaceen geht auch eine höhere Ausbildung des Assimilationsgewebes zusammen.

Während bei den frondosen Jungermanniaceen und bei Farnprothallien noch beinahe alle Zellen des Thallus chlorophyllhaltig sind und noch kein besonderes Durchlüftungssystem ausgebildet ist, wird hier der Thallus oft mächtiger und finden wir das Chlorophyll mehr auf die oberen Schichten concentrirt. Die eigentlichen Assimilationszellen liegen nicht unmittelbar an der Oberfläche des Thallus, sondern grenzen mit einer möglichst grossen Oberfläche an Intercellularräume, die hier bei den meisten Formen die eigenthümliche Entwickelung der Luftkammern zeigen. Nach aussen ist das Assimilationsgewebe meistens durch eine Epidermis abgegrenzt, in welcher die merkwürdig gebauten Athemöffnungen angebracht sind. Die verschiedenartige Entwickelung der Epidermis und besonders der Athemöffnungen bestimmen zusammen hauptsächlich die Verdunstung. Es lässt sich daher schon auf Grund von Analogieschlüssen erwarten, dass ihre Ausbildung in verschiedenen Fällen im Zusammenhang mit den Standortsverhältnissen stehen wird. Es zeigte sich denn auch bei einer vergleichenden Untersuchung, dass hinsichtlich der verschiedenartigen Ausbildung der Athemöffnungen, wenn möglich, noch grössere Extreme als bei den Phanerogamen vorkommen.

A) Die Epidermis.

Aus den schönen Untersuchungen von Leitgeb (23) wissen wir, „dass die Luftkammern nicht im Gewebe durch Auseinanderweichen der Zellen entstehen, auch nicht durch eine von aussen nach innen fortschreitende Spaltung, sondern dass sie Einsenkungen der Oberfläche darstellen, die dadurch gebildet werden, dass bestimmte Punkte der Oberfläche durch rascheres Wachsthum benachbarter Partien überwachsen werden. Die so entstandenen grubenförmigen Vertiefungen

werden, später in Folge des an der Oberfläche sich vollziehenden Breitenwachsthumes überdeckt, doch bleibt in der Regel eine Oeffnung noch erhalten, die eben die „Spaltöffnung“ darstellt.“

Diese grubenförmigen Vertiefungen können sich mehr oder weniger parallel der Oberfläche entwickeln. Die verschiedene Ausbildung, welche die Epidermis zeigen kann, wird erst durch die Entwickelung klar.

„Bei allen Riccieen und den meisten Marchantieen wird die Dorsalseite des Laubes gebildet durch eine mehr oder weniger mächtige (öfters selbst bis an die Ventralfläche reichende) Lage chlorophyllhaltiger Zellen, die zwischen sich weitere oder engere mit Luft erfüllte Räume zeigen. Es kann diese ganze Gewebelage als Luftkammerschicht bezeichnet werden. Bei den meisten Arten der Gattung Riccia verlaufen diese Kammern als enge Kanäle senkrecht auf die Dorsalfläche des Laubes, bei anderen werden sie zu weiten Räumen (R. crystallina, fluitans). Im ersteren Falle setzen sie sich durch die Oberhaut fort und werden nur durch deren blasig aufgetriebene Zellen stellenweise verschlossen. Im zweiten Falle wird, in dem Maasse, als es die succesive Erweiterung des Luftraumes verlangt, durch Flächenwachsthum der Oberhautzellen eine Decke gebildet (R. fluitans), oder wo dieses Flächenwachsthum unterbleibt, (R. crystallina) münden die Lufträume in ihrer ganzen Weite nach aussen und erscheinen dann eigentlich als in die Dorsalfläche des Laubes eingesenkte Gruben. Wie bei R. fluitans ist es nun auch bei R. natans, Oxymitra, Corsinia, Boschia und vielen Marchantieen nur mit dem Unterschiede, dass in der Decke über jeder Luftkammer eine Oeffnung (Spaltöffnung) sich befindet, welche übrigens auch bei R. fluitans der Anlage nach immer vorhanden ist, häufig aber (bei der Wasserform) später geschlossen wird und kaum mehr erkennbar ist.“

Die Mehrzahl der Ricciaceen machen im Frühling oder Herbst eine schnelle Entwickelung durch. Mehrere Arten (Ricciocarpus natans, Riccia fluitans u. s. w. entwickeln sich bekanntlich schwimmend als echte Wasserpflanzen und schreiten auf dem Schlamm austrocknender Tümpel und Gräben zur Fructification. Auch zahlreiche andere Arten entwickeln sich auf Schlamm in sehr kurzer Zeit. Im Gegensatz zu den perennirenden Marchantiales möchte ich diese Ricciaceen als Repräsentanten des ephemeren Typus auffassen. Nicht alle Ricciaceae verhalten sich so; die xerophyten Formen machen eine Ausnahme. Während wir bei diesen letzteren stets nicht sehr weite, ziemlich tiefe Luftkammern finden, zeigt sich bei

dem ephemeren Typus das verschiedenartigste Verhalten. Bei R. crystallina wird keine Epidermis ausgebildet, bei R. glauca werden die Luftkanäle einigermassen verschlossen durch blasige Anschwellung der Oberhautzellen; ferner finden wir in mehreren Fällen bei Formen, welche doch, was Standortsverhältnisse betrifft, sich ganz wie diese ephemeren Formen verhalten, und mit den Xerophyten keine Aehnlichkeit aufweisen, eine wohl ausgebildete Oberhaut und Spaltöffnungen. Dieses scheint hauptsächlich vorzukommen bei den gelegentlich in Wasser lebenden Formen (Ricciocarpus natans, Riccia fluitans). Es lässt sich denken, dass die Epidermis hier nicht ausgebildet ist als Schutz gegen Verdunstung, sondern als Schutz gegen das Eindringen von Wasser in die Luftkammern. Die sehr kleinen Spaltöffnungen bei Ricciocarpus, die Möglichkeit eines völligen Verschlusses bei der ausgeprägten Wasserform von Riccia fluitans, würden hierauf hinweisen. Eine derartige Bedeutung möchte auch vielleicht den Blasenzellen bei Riccia glauca zukommen. Schon Leitgeb betont, dass diese sehr leicht collabiren, und können wir sie also kaum als Verdunstungsschutz betrachten.

Es kommt mir sehr wahrscheinlich vor, dass die Ursache des Verschlusses der Luftkanäle durch Blasenzellen oder durch Epidermisbildung zu suchen ist in dem Schutz gegen das Eindringen von Wasser, und dass erst auf einer späteren Stufe der phylogenetischen Entwickelung die zuerst als Wasserschutz ausgebildete Epidermis die Function des Verdunstungsschutzes übernommen hat. Dieses ist schon in der Familie der Ricciaceen bei der entschieden xerophyten Gattung Oxymitra der Fall.

Um diesen Satz aber mit Bestimmtheit aufstellen zu können, würde ein ausführliches Studium des Baues und der Standortsverhältnisse verschiedener Arten der Gattung Riccia nothwendig sein. Da jedoch die Standortsverhältnisse in der Litteratur meistens sehr ungenügend angegeben sind, so fehlt vorläufig die Grundlage für ein derartiges Unternehmen. Was die perennirenden Marchantiaceen betrifft, so ist die Epidermis in verschiedenen Fällen ziemlich verschieden. Am ausgeprägtesten ist die Ausbildung bei den echten Xerophyten, am schönsten bei Plagiochasma Aitonia und Oxymitra pyramidata. Hier finden wir hohe chlorophyllfreie Zellen, die an der Oberseite mit ziemlich dicker Cuticula versehen sind. Diese Cuticula kann noch Wachsüberzüge führen, wie dies bei Plagiochasma Aitonia der Fall ist. In der Nähe der Spaltöffnungen werden überhaupt bei sehr vielen Marchantiaceen kleine

Harzkörnchen ausgeschieden, wie schon Kny für Marchantia polymorpha angegeben hat. Diese mögen den Zweck haben, die Oberfläche in der Nähe der Spaltöffnungen nach jeder Befeuchtung schnell trocken zu legen. Auf die hohe Bedeutung einer raschen Abtrocknung der Laubblätter, namentlich bei tropischen Schattenpflanzen, hat Stahl (l. c.) hingewiesen.

Im Lunulariatypus werden die Zellen viel flacher und tritt in der Epidermis auch schon ziemlich viel Chlorophyll auf. So verhält sich auch Fegatella conica. Die zwei, schon mehrfach erwähnten Cyathodiumarten, welche allein zur Untersuchung vorlagen, zeigten den normalen Bau von Cyathodium, zwei nur durch einige Diaphragmen verbundene Zellschichten. Die obere Zellschicht ist nur durch das Vorkommen von grossen weiten Spaltöffnungen als Epidermis charakterisirt und in diesen beiden Fällen zeigten, im Anklang an den sehr schattigen Standort, die Zellen der oberen Schicht eine Ausbildung, deren Sinn Noll (32) zuerst für die Protonemazellen der Schistostega osmundacea erkannt hat. Die Chlorophyllkörner waren an den in Alkohol aufbewahrten Pflänzchen an dem unteren Ende der Zellen angesammelt und die obere Wand etwas ausgebuchtet (Fig. 11). Auch bei Marchantia chenopoda enthält die Epidermis sehr viel Chlorophyll; bei M. nitida und palmata ist es etwas spärlicher. Je mehr Chlorophyll die Epidermiszellen führen, um so zarter ist ihre ganze Wand, besonders die äussere, bei den Xerophyten als Cuticula ausgebildete Membranpartie.

Bei einer Gattung der Marchantiaceae, Dumortiera wird bekanntlich die Epidermis zwar angelegt, gelangt aber nicht zur Ausbildung. Wie durch die Untersuchungen von Leitgeb (26) klargelegt worden ist, müssen wir hier die aus der Oberfläche sprossenden Zellen (Fig. 10) als die Analoga betrachten der Zellfäden in den Luftkammern bei Marchantia, Fegatella u. s. w. Die Gattung Dumortiera verhält sich, wie wir schon sahen, was die Ausbildung der Rhizoiden, der Schuppen und die Anordnung der Rhizoiden im Stiel betrifft, typisch hygrophil. Dumortiera hirsuta kommt denn auch in den Tropen hauptsächlich an feuchten schattigen Felswänden, z. B. in der Nähe von Wasserfällen in schönster Entwickelung vor. Auch für die anderen Arten dieser Gattung geben die Synopsis Hepaticarum (10) und Schiffner einen feuchten Standort an. Wir können hier also die Reduction der Epidermis mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit als zu diesen feuchten Standorten in causalem Zusammenhang stehend, betrachten.

B) Vorkommen und Entwickelung der Athemöffnungen.

Die Athemöffnungen der Marchantiales sind bekanntlich nicht bilateral, sondern radiär gebaut, was aus der Entwickelungsweise leicht verständlich ist. Ausführliche Untersuchungen über die Entwickelung sind zuerst von Voigt (53) und Leitgeb (24) angestellt worden.

Voigt hat uns auch in seiner interessanten Abhandlung zahlreiche Zeichnungen geliefert von dem fertig ausgebildeten Apparat und hat zugleich den Versuch gemacht, den für jede Art charakteristischen Bau als Merkmal zum Bestimmen von sterilem Material zu verwenden. Leider sind seine Zeichnungen bisweilen etwas ungenau, besonders wo es denjenigen Eigenthümlichkeiten des Baues gilt, welche uns hauptsächlich beschäftigen werden. Die typisch ausgebildeten Spaltöffnungen bestehen immer aus mehreren Ringen. Die Zellen von jedem Ring sind nicht aus einer Mutterzelle entstanden, sondern in jeder der vier bis acht Zellen, welche man als Mutterzellengruppe des Apparates bezeichnen könnte, treten Theilungen auf, und die von den verschiedenen Mutterzellen stammenden Theilstücke combiniren sich zu Ringen. Sind die Theilwände in diesen Mutterzellen ursprünglich senkrecht zur Thallusoberfläche gerichtet, dann liegt also der ganze Apparat ursprünglich in derselben Ebene mit der Epidermis und zeigt nur eine Oeffnung. Bei diesen einfachen Spaltöffnungen zeigt es sich meistens deutlich, dass jeder Sector des Apparates durch Theilung aus einer Mutterzelle hervorgegangen ist.

Im andern Falle sind diese Theilwände in den Mutterzellen parallel der Thallusoberfläche gerichtet und liegen die Ringe über einander. Es entsteht so die aus mehreren über einander geschichteten Ringen bestehende kanalförmige Spaltöffnung, wovon der untere Theil frei in die Athemhöhle herabhängt. Hier haben wir dann eine innere und eine äussere Oeffnung.

Bekanntlich kommt der erste Typus hauptsächlich am Thallus vor, der andere Typus hauptsächlich an den Fruchtständen. Bei den Gattungen Marchantia und Preissia finden wir aber auch am Thallus kanalförmige Spaltöffnungen.

Leitgeb, welcher in seinen ausgezeichneten Lebermoosuntersuchungen beinahe ausschliesslich die Entwickelungsgeschichte ins Auge gefasst hat, versuchte das verschiedene Vorkommen der beiden Typen auf entwickelungsmechanische Ursachen zurückzuführen.

Er sagt (23) bei Besprechung des Entwickelungsmodus der kanalförmigen Spaltöffnungen: „An den Fruchtköpfen werden sie ganz in der Weise einfacher Athemöffnungen angelegt. Es bilden sich

grübchenförmige Vertiefungen, welche sich infolge des Dickenwachsthums rasch zu einem Kanale verlängern. Auch darin herrscht noch Uebereinstimmung, dass das innere Ende des Kanales sich erweitert. Während dieses Vorganges schliesst sich die äussere Mündung des Kanales durch Zusammenschluss der Zellen. Anfangs berühren sich dieselben infolge der starken Convexität nur wenig, sehr bald werden die Berührungsflächen immer grösser und die Zellen treten bald zapfenartig nach innen, später auch nach aussen über die Fläche der sich bildenden Decke hervor. Es ist gar kein Zweifel, dass diese Vorgänge bedingt sind durch das eigenthümliche Wachsthum des Fruchtkopfes. In seiner Jugend hat er Halbkugelform und erscheint aus senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Zellreihen aufgebaut, zwischen denen von der Oberfläche aus jene oben erwähnten zu kurzen Kanälen gewordenen Grübchen verlaufen. Das Breitenwachsthum dieser Scheibe geschieht nur in geringem Maasse durch Randwachsthum, sondern ist in der Mitte der Scheibe und an ihrer Oberfläche am grössten. Dieser starken Oberflächenvergrösserung entspricht aber nicht ein gleich starkes radiales Dickenwachsthum; die (an Längsschnitten) in Form orthogonaler Trajectorien verlaufenden Zellreihen verlängern sich nicht entsprechend jenem starken Flächenwachsthume. Es wird dies nothwendiger Weise eine gegenseitige Pressung der Oberflächenzellen bedingen und dieser tangentiale Druck ist es, wie ich glaube, der zuerst zu einer Verschliessung der Athemkanäle führt, welche erst wieder geöffnet werden können, wenn er später in Folge der starken Gewebestreckung wieder geringer wird. (War früher die Oberhaut gewissermassen zu gross gegenüber dem Scheibenkörper, so ist sie jetzt wieder zu klein.)

Infolge jenes Druckes werden nun aber auch die später den Athmungskanal bildenden Zellen nicht mehr jenes Wachsthum einhalten können, wie die ihnen morphologisch durchaus entsprechenden am Laube, d. h. sie werden nicht in der Richtung der Laub-(hier Scheiben-)Oberfläche, sondern in der darauf senkrechten wachsen, und die diesem Wachsthume entsprechenden Zelltheilungen werden daher nicht zur Bildung von concentrischen, in der Oberfläche der Decke liegenden Zellringen führen, sondern es werden die letzteren über einander gestellt, zu einem senkrecht zur Scheibenoberfläche verlaufenden Kanal sich gruppiren müssen. Es sind also, wie ich glaube, wesentlich mechanische Ursachen, welche bewirken, dass sich an den Fruchtköpfen immer kanalförmige Athemöffnungen bilden, auch bei solchen Arten, wo am Laube einfache vorkommen.“

Ich möchte hier aber die Bemerkung machen, dass derartige entwickelungsmechanische Versuche uns höchstens die Erklärung geben für den ontogenetischen Entwickelungsgang; man wird nie mit einer derartigen Methode eine Erklärung finden für das phylogenetische Auftreten irgend einer Erscheinung. Man lernt wohl wie, aber nie warum ein bestimmtes Organ sich so und nicht anders entwickelt. Es ist Leitgeb auch nicht gelungen, derartige tangentiale Spannungen, wie sie in der Oberhaut des wachsenden Fruchtkopfes auftreten sollen, auch in der Epidermis des Thallus von Marchantia und Preissia nachzuweisen.

Dass die Archegonien und die Antheridienstände beinahe immer kanalförmige Spaltöffnungen aufweisen, auch da wo am Thallus einfache vorkommen, möchte ich auf die Nothwendigkeit des Verdunstungsschutzes zurückführen. Es ist klar, dass die Wasserversorgung der Fruchtstände keine so reichliche ist, wie die des Thallus und durch ihre exponirtere Lage wird die Verdunstung schon stark gesteigert. Im weiteren Verlauf dieses Abschnittes wird sich klar ergeben, dass die Einrichtung, wie sie im kanalförmigen Typus zum Ausdruck kommt, Wasserersparniss zur Folge hat.

C) Mechanismus der Athemöffnungen.

Dass die bei vielen Arten sehr ausgeprägte Verschlussfähigkeit der Athemöffnungen der Marchantiaceen bis jetzt unbekannt geblieben ist, liegt wohl hauptsächlich daran, dass den Spaltöffnungen am Thallus der gewöhnlicheren Arten Marchantia polymorpha, Fegatella conica und Lunularia cruciata diese Verschlussfähigkeit abgeht.

Marchantia und Preissia sind die einzigen zwei Gattungen, welche auch am Thallus kanalförmige Spaltöffnungen tragen. Preissia stand mir nur in Alkoholmaterial zur Verfügung, und so konnte ich sie nicht bei diesen Untersuchungen verwenden.

Die Spaltöffnungen, welche an den Fruchtständen vorkommen, zeigen beinahe immer eine Verschluss- oder wenigstens eine starke Verengerungsfähigkeit. Hauptsächlich wurde experimentirt mit Fimbriaria Stahliana, wovon mir reichlich fructificirende Kulturen zu Gebote standen.

Ist Verschlussfähigkeit überhaupt vorhanden, so hat sie ihren Sitz im untersten Ringe. Am bequemsten beobachtet man die Erscheinung an Flächenschnitten von der Oberfläche des Hutes, welche man mit der Innenseite nach oben auf den Objectträger legt. In

Wasser sieht man diesen Ring geöffnet und kann nun, wenn man durch 6 proc. Salpeterlösung Plasmolyse hervorruft, die Vorgänge, welche sich abspielen, beobachten. Auch auf Querschnitten lässt sich der Vorgang verfolgen, wenn man, um den Apparat nicht zu verletzen, dicke Schnitte herstellt und nach Auspumpen der Luft auf die Medianlinie des Apparates einstellt. Auf diesen Schnitten kann man dann sehen, wie nur der unterste Ring an dem Verschluss betheiligt ist.

Dieser unterste Ring des frei in die Athemhöhle herabhängenden Spaltöffnungsapparates besteht meistens aus grösseren Zellen wie die der übrigen Ringe (Fig. 14) und ist in seinen Bewegungen ziemlich unabhängig vom übrigen Apparat. Es ist klar, dass ein solcher Ring als Ganzes betrachtet, bei steigendem Turgor in allen ihn zusammensetzenden Zellen sich durch das Auftreten von Spannungen in tangentialer Richtung erweitern wird. Bei Verminderung dieser Spannungen wird der Ring sich verengern, wovon man sich am besten eine Vorstellung bilden kann, wenn man sich nicht die Vorgänge in jeder einzelnen Zelle klar zu legen sucht, sondern den Ring als ganzes betrachtet. Diese Verengerung kann in vielen Fällen sehr weit gehen, bis zum völligen Verschluss. Fig. 14 zeigt uns eine kanalförmige Spaltöffnung der ♀ Inflorescenz von Fimbriaria Stahliana im optischen Querschnitt bei hohem Turgor mit einer weiten Oeffnung, Fig. 15 eine unter dem Mikroskop eingetretene beträchtliche Verengerung infolge von Plasmolyse. Fig. 16, 17 zeigt uns den unteren Ring eines ähnlichen Apparates, auch in zwei verschiedenen Zuständen. Bei dieser Pflanze kann man nur sehr selten, bei mehreren Xerophyten z. B. bei Plagiochasma Aitonia aber sehr leicht völligen Verschluss beobachten. Mirbel hat für diesen unteren Ring, weil speciell bei Marchantia polymorpha die untere Oeffnung enger ist als die obere, den Namen „anneau obturateur“ verwendet. Um so geeigneter erweist sich dieser Name, als wirklich in vielen Fällen dieser Ring sich zu verschliessen oder verengern im Stande ist. Wir werden also weiter den Namen „Schliessring“ verwenden.

Es ist klar, dass diese Verschlussfähigkeit wesentlich nur bedingt ist durch die Grösse der Zellen des unteren Ringes im Verhältniss zur Weite der Oeffnung.

Ist die Oeffnung sehr weit, so sind diese Zellen, wie bei Marchantia polymorpha, in tangentialer Richtung gestreckt und es kann kein Verschluss stattfinden.

Sehr wesentlich ist auch die relative Unabhängigkeit des unteren Ringes von dem übrigen Apparat.

An trockenem — oder Alkoholmaterial findet man die verschlussfähigen Spaltöffnungen immer beinahe oder ganz verschlossen. Mit schneller wirkenden Fixirungsflüssigkeiten gelingt es aber ohne Mühe, sie in offenem Zustande zu fixiren. Mit kochendem absoluten Alkohol gelingt dies schon, noch besser mit heissem Sublimatalkohol oder mit den von Rosen für Kernfixirung empfohlenen Gemisch von 60 Theilen absolutem Alkohol, 30 Theilen Chloroform und 10 Theilen Eisessig. Man kann aber auch an trockenem und gewöhnlichem Alkoholmaterial sich ungefähr eine Vorstellung bilden von der Weite im geöffneten Zustand. So möchte ich z. B. die von Voigt angegebene „kreuzförmige innere Spalte“ bei Preissia commutata mit grösserer Wahrscheinlichkeit als ein gewöhnliches Verengerungsstadium betrachten. Besteht der untere Ring aus 4 Zellen, so ist das Entstehen einer derartigen kreuzförmigen Spalte bei unvollständigem Verschluss ein leicht verständlicher Vorgang.

Die Verengerungsfähigkeit der einfachen Athemöffnungen ist in den meisten Fällen eine ziemlich geringe. Dieselben tangentialen Spannungen, welche wir bei steigendem Turgor in den einzelnen Ringen der kanalförmigen Athemöffnung auftreten sahen, entstehen auch hier. In jedem einzelnen Ring besteht bei sinkendem Turgor die Neigung sich zusammenzuziehen; beim gewöhnlichen Typus aber, wie wir ihn am Thallus von Fegatella conica und Lunularia cruciata finden, sind die einzelnen Ringe zu fest unter einander verbunden, als dass das Auftreten dieser Spannungen eine bedeutende Verengerung verursachen könnte.

So kann man in den sehr langen und schmalen Ringzellen bei Fegatella conica sehr deutlich sehen, wie diese bei hohem Turgor in tangentialer Richtung ausgedehnt sind (Fig. 18), aber bei Plasmolyse (Fig. 19) sich einigermassen wellenförmig verbiegen.

Etwas anders verhalten sich die einfachen Spaltöffnungen, welche wir bei den Astroporae Clevea, Sauteria und Peltolepis, aber auch z. B. bei Oxymitra finden.

Hier sind von den Schliesszellen die an die Oeffnung grenzenden Membranpartien stark verdickt. Der Umriss der Oeffnung ist hier nicht, wie beim gewöhnlichen Typus der einfachen Athemöffnungen ein Kreis oder eine Ellipse, sondern ein Stern; dies kommt daher, dass die radial gerichteten Wände der Schliesszellen nur über eine ziemlich kleine Strecke mit einander verwachsen sind (Fig. 20). Hier-

durch sind die Zellen bei Gestaltsänderung unabhängiger von einander, als dies beim gewöhnlichen Typus der Fall ist. Einen Verschluss habe ich allerdings auch hier nie wahrnehmen können, aber doch bei Plasmolyse eine ziemlich bedeutende Verengerung. Die bogenförmige verdickte Membranpartie ist vermuthlich bei Verschlussstellung im Gleichgewicht, und wird also bei hohem Turgor einigermassen gestreckt. Bei sinkendem Turgor wirken dann die Spannungen in diesen einzelnen Bogen im selben Sinn wie das Aufhören der Tangentialspannung im ganzen Ring und führen eine Verengerung herbei.

D) Verschiedene Ausbildung der Athemöffnungen.

Wir werden uns bei der Betrachtung der einzelnen Ausbildungstypen der Athemöffnungen wieder hauptsächlich von biologischen Gesichtspunkten leiten lassen. In Bezug auf die im Einzelnen oft verschiedene Ausbildung, die Anzahl der Ringe und der Zellen in diesen Ringen u. s. w. verweise ich auch hier wieder auf die betreffenden Abhandlungen von Voigt und Leitgeb.

Die Athemöffnungen der Marchantiales sind von einander viel mehr verschieden als die Spaltöffnungen der höheren Pflanzen.

Während bei den Gefässpflanzen eher durch wechselnde Zahl und Anordnung der Spaltöffnungen und durch Gestalt und Stellung der verdunstenden Oberfläche die Wasserabgabe regulirt wird, spielt bei den Marchantiaceen die Ausbildung des einzelnen Apparates die Hauptrolle. Die Zahl der Spaltöffnungen wechselt zwar auch, aber doch in immerhin nicht so weiten Grenzen. Da meistens jede Luftkammer eine Spaltöffnung aufweist, wird die Zahl der Spaltöffnungen auf einer gegebenen Oberfläche durch die Grösse der Luftkammer bedingt.

Was die Ausbildung der einfachen Athemöffnungen betrifft, so ist ohne Weiteres klar, dass die Weite der Oeffnung einen sehr wesentlichen Einfluss auf die Verdunstung hat. So finden wir dann auch bei Cyathodium und Fegatella sehr weite Spaltöffnungen, bei den echten Xerophyten sehr enge und bei den Vertretern des Lunulariatypus die verschiedensten Uebergänge zwischen diesen beiden Extremen. Aber auch in anderer Hinsicht variiren die Athemöffnungen sehr. Die Athemöffnungen von Cyathodium fallen nur durch ihre relativ grosse Weite auf. Wir sahen schon früher, dass der ganze Thallus hier auf zwei Zellschichten reducirt ist. Im Innern findet sich kein Assimilationsgewebe und die Zellen der oberen und unteren Schicht können auch schon durch ihre Aussen-

membran verdunsten und Kohlensäure aufnehmen; es ist also nicht zu verwundern, dass bei dieser ausgeprägt hygrophilen Gattung die Athemöffnungen keine verdunstungssteigernde Einrichtungen aufweisen, wie wir sie bei anderen Arten mit dickerem Thallus und Assimilationsgewebe in den Luftkammern antreffen werden. Als einen an sehr starke Verdunstung angepassten Typus möchte ich die Athemöffnung von Fegatella conica betrachten. Wenn wir diese (Fig. 22) mit dem entgegengesetzten Extrem, wie wir es bei Plagiochasma Aitonia (Fig. 21) finden, vergleichen, so springt sofort das starke Hervorragen der Athemöffnung bei Fegatella in die Augen, während sie bei Plagiochasma mit der Oberfläche des Thallus in demselben Niveau liegt. Bei Fegatella finden wir dann auch noch die ganze Oeffnung mit einem scharfen Rand versehen, welcher sich auf der Flächenansicht als breiter Saum zu erkennen gibt (vergl. Fig. 18).

Bei Plagiochasma findet sich von einem derartigen Rand keine Spur.

Auch in dieser Beziehung verhalten sich die Vertreter des Lunulariatypus intermediär zwischen beiden Extremen. Bei Lunularia z. B. springen die Spaltöffnungen auch über die Oberfläche hervor und zeigt sich auch der scharfe Rand, aber nicht so ausgeprägt wie bei Fegatella. Plagiochasma crenulatum und Pl. cruciatum zeigen beides noch weniger stark als Lunularia und bei Reboulia hemisphaerica ist der Rand allerdings noch da, aber die Oeffnung ragt nicht mehr hervor. Wenn wir Reboulia hemisphaerica mit Targionia hypophylla vergleichen, dann sehen wir, wie bei letzterer Art die ungefähr gleich grossen Athemöffnungen keinen derartigen Rand aufweisen, sondern als unten wie oben gleich weiten Kanal durch die dicke Epidermis hindurchgehen. Vom Hervorragen über die Epidermis haben wir einen sehr ausgeprägten Fall bei Exormotheca, wovon mir allerdings kein Material zur Untersuchung vorlag. Eine neu erschienene Arbeit von Solms-Laubach (44) hat uns aber hiermit besser bekannt gemacht. Die ausführliche Abhandlung enthält mehrere Zeichnungen, wovon uns hier hauptsächlich diejenigen interessiren, welche uns zeigen, wie hier die ganze Decke der Luftkammern kuppelartig hervorgehoben ist und an der Spitze oder öfters auch seitlich die ziemlich grosse Athemöffnung führt.

Die sternförmigen Athemöffnungen von Clevea, Sauteria, Peltolepis, Oxymitra u. s. w. sind immer ziemlich klein, aber

treten meist in etwas grösserer Zahl auf. Einen entwickelten Rand oder starkes Ueberragen über die Epidermis kommt hier nicht vor.

Was die kanalförmigen Athemöffnungen betrifft, so finden wir hier Parallelfälle zu den für die einfachen erläuterten Ausbildungstypen.

Bei der an sehr starke Verdunstung angepassten Marchantia polymorpha ist die Athemöffnung sehr weit, ragt etwas über die Oberfläche hervor und weist einen, hier sehr deutlichen Rand auf. Bei dieser Art finden wir auch die schon von Mirbel angegebenen und später von Kny genauer beschriebenen (20) von den Zellen des unteren Ringes in die Oeffnung vorspringenden, mit Harzkörnchen bedeckten Zapfen, welche wohl die ihnen schon von Kny zugeschriebene Bedeutung haben dürften, auffallende Regentropfen am Eindringen zu verhindern.

Bei den anderen Marchantiaarten sind die Spaltöffnungen am Thallus ungefähr wie bei M. polymorpha beschaffen, nur etwas enger und z. B. bei M. nitida ziemlich stark verengerungsfähig. Das Hervorragen und der wohlausgebildete Rand kommt auch hier vor.

Bei Preissia commutata aber ist dies nicht der Fall die Athemöffnung ist hier auch viel enger und, wie schon erwähnt, verschlussfähig. An den Fruchtständen der Fimbriaria Stahliana finden wir einen intermediären Typus, der dadurch charakterisirt ist, dass die Spaltöffnung einigermassen hervorragt, keinen deutlichen Rand zeigt und, wie schon erörtert, sich ziemlich stark zu verengern im Stande ist. Ausgeprägt xerophyt sind z. B. die kanalförmigen Athemöffnungen an der Inflorescenz von Plagiochasma Aitonia, von welcher Art mir nicht nur das aus Strassburg empfangene Material, sondern auch eine reichlich fructificirende Kultur aus dem hiesigen botanischen Garten zu Gebote stand. Hier ragt die Athemöffnung gar nicht vor; die äussere Oeffnung ist schon ziemlich eng und die innere ganz verschlussfähig.

Die beschriebenen verschiedenen Ausbildungstypen, besonders die Entwickelung des Randes und das Hervorragen über die Oberfläche in Fällen, wo der Standort und die ganze übrige Organisation der Pflanzen Einrichtungen zur Steigerung der Verdunstung erwarten lassen, machen es mir sehr wahrscheinlich, dass bei der Verdunstung Massenbewegungen der Luft eine oft sehr bedeutende Rolle spielen.

Kohlensäure diffundirt bekanntlich sehr rasch, Wasserdampf aber sehr langsam. Dass auch in den Fällen, wo die Athemöffnungen

klein sind, den assimilirenden Zellen doch immer genügend Kohlensäure zur Verfügung steht, dürfen wir a priori annehmen. Die Vergrösserung der Spaltöffnungen hat dann die Aufgabe, den Austritt des Wasserdampfes zu erleichtern.

Wir wissen, dass ein Luftstrom an jeder Oberfläche einen ziemlich grossen Reibungswiderstand erfährt, infolge dessen sich eine relativ ruhigere Luftschicht bildet. Aus dieser ruhigeren Schicht ragen nur die erhobenen Spaltöffnungen heraus, unmittelbar in die bewegteren Schichten hinein. Dass dem scharfen Rand in vielen Fällen sehr wohl die Bedeutung zukommen kann, den Luftstrom aufzufangen, damit der Wind dann unmittelbar in die Luftkammer hineinweht, können wir uns leicht aus Analogien klar legen. Wir würden also bei den hygrophil ausgebildeten Athemöffnungen den Fall haben, dass der Wind aufgefangen wird, ein Gegensatz also zu unseren Schornsteinen, wo der Wind nicht hineinfallen soll.

Von diesem Gesichtspunkt aus ist der Vergleich zwischen Reboulia (Fig. 23) und Targionia (Fig. 24) besonders lehrreich.

Dass bei Phanerogamen die Spaltöffnungen oft möglichst windfrei gestellt werden, zeigt uns z. B. Nerium. Bei mehreren unserer Gewächshauspflanzen, ursprüngliche Bewohner der feuchten Tropenwälder, kommt auch ein Hervorragen der Spaltöffnungen über die Epidermis vor, wobei es bisweilen auch zur Bildung von scharfen, vorspringenden Leisten kommt.

E) Gegensatz zwischen Thallus und Inflorescenz.

In anderem Zusammenhang wurde schon gelegentlich hingewiesen auf den Gegensatz, der sich in Bezug auf die Wasserversorgung öfters zwischen Thallus und Inflorescenz einer und derselben Art ausprägt. Nur von relativ wenigen Arten hatte ich lebendes oder Alkoholmaterial in fructificirendem Zustand, so dass ich hier nur auf einzelne Gesichtspunkte hinweisen kann, welche vielleicht zu einer ausführlicheren Forschung anregen.

Dass bei Lunularia, welche im Inflorescenzstiel keine Rinne und also auch kein Rhizoidenbündel führt, an der Inflorescenz auch keine Athemöffnungen vorkommen, wurde schon bemerkt. Der Thallus zeigt einen Bau, welcher mit der ziemlich starken Verdunstung vollkommen im Einklang steht.

Ungefähr ebenso liegen die Verhältnisse bei der weiblichen Inflorescenz von Fegatella conica. Am Thallus haben wir den auf möglichst starke Verdunstung hinzielenden Bau der Athemöffnungen

kennen gelernt; in dem Inflorescenzstiel kommt nur eine Rinne vor, in welcher sich nur sehr spärliche Rhizoiden finden. Die Epidermis des Hutes zeigt eine ziemlich dicke Cuticula und ziemlich wenig Chlorophyll in den Zellen. Die kanalförmigen Athemöffnungen ragen beinahe nicht vor, die äussere Mündung ist sehr eng, der Kanal lang und die innere Oeffnung kann absoluten Verschluss zeigen.

Dumortiera hirsuta hat im Inflorescenzstiel zwei Rinnen, beide mit einem ziemlich starken Rhizoidenbündel; hier ist denn auch so gut wie kein Gegensatz zwischen Hut und Thallus vorhanden. Nur ist an der Inflorescenz die Wand der freiliegenden Assimilationszellen etwas dicker als am Laube.

Bei Plagiochasma Aitonia sahen wir, dass am Thallus und an der Inflorescenz die Typen der einfachen und kanalförmigen Athemöffnungen beide in extrem xerophyter Ausbildung vorliegen. Nur ist an der Inflorescenz beim kanalförmigen Typus Verschluss möglich, was am Thallus nicht der Fall ist. Der weiblichen Inflorescenz ist hier aber ein sehr schön ausgeprägtes und grossen Raum innehabendes Wassergewebe eigen. Der Thallus der Xerophyten kann bekanntlich ohne Schaden eintrocknen, was die Inflorescenz nicht verträgt. Der Stiel ist hier rinnenlos, aber sein Querschnitt hat, wie Leitgeb bemerkt, „die grösste Aehnlichkeit mit dem Querschnitte eines bündellosen Moosstämmchens: An der Peripherie mehrere Schichten sehr dickwandiger Zellen, nach innen successive dünnwandiger werdende Zellen mit hellen Wänden.“ Der Centralstrang der Seta bei den Laubmoosen erfüllt natürlich die Function einer Leitungsbahn für Wasser; es wird aber, wenn wir den Inhalt vergleichen mit der verdunstenden Oberfläche der Kapsel, klar, dass hier die Function eines Reservoirs sehr in den Vordergrund rückt. Ebenso dürften hier die zartwandigen Zellen im Innern des Inflorescenzstiels von Plagiochasma Aitonia die Function eines Wassergewebes erfüllen.

Bei den Marchantiaarten sind, im Anschluss an die beiden Rinnen mit ihrem mächtigen Rhizoidenbündel die Gegensätze zwischen Thallus und Inflorescenz geringer. Wohl sind an der Inflorescenz die Spaltöffnungen etwas kleiner, sie ragen aber doch noch ziemlich stark hervor und zeigen bei M. palmata z. B. noch sehr deutlich einen scharfen Rand.

Bei Marchantia polymorpha, welche am Thallus die extrem weiten Athemöffnungen aufweist, ist der Unterschied etwas grösser wie bei M. palmata. Wir sahen, wie am Thallus der M. polymorpha neben den gewöhnlichen Zäpfchenrhizoiden auch noch sehr

weite vorhanden sind. Im Inflorescenzstiel kommen nur die ziemlich engen vor.

Bei Preissia commutata genügt auch die Leitung der zwei mächtigen Bündel, um die Inflorescenz in gleichem Maasse mit Wasser zu versorgen wie den Thallus.

Abschnitt III. Localisirte Verdunstung und Wasserausscheidung.

Die Nährsalze, welche die Pflanze braucht, werden hauptsächlich mit dem Wasserstrom aus der Wurzel zu den jungen Theilen geführt. Osmotische Processe können hierbei vielleicht bisweilen eine Rolle spielen, aber wir dürfen doch annehmen, dass die Bedeutung derartiger Processe für die Bewegung der Nährsalze in den meisten Fällen eine sehr geringe ist. Dass die Verdunstung nicht im Sinne Schwendener's nur eine schädliche aber untrennbare Nebenerscheinung der Assimilation ist, wird schon erwiesen, noch abgesehen von den vielen Einrichtungen, welche unmittelbar mit einer Steigerung der Verdunstung zusammenhängen, durch die krankhaften Erscheinungen, welche sowohl an ganzen Pflanzen, wie an Pflanzentheilen in einer wasserdampfgesättigten Atmosphäre auftreten. Die assimilirenden Zellen bilden nicht immer ausschliesslich das Endziel des Saftstroms. So finden wir sehr oft Einrichtungen ausgebildet zur Ausscheidung von flüssigem Wasser, von denen uns namentlich durch die Untersuchungen von Haberlandt über das tropische Laubblatt sehr verschiedenartige bekannt geworden sind. Die Bedeutung, welche Haberlandt diesen Hydathoden auch für eine eventuelle Wasseraufnahme zuschreibt, dürfte vielleicht etwas zu hoch angeschlagen sein; aus den Versuchen, welche er unter abnormen Verhältnissen, mit abgeschnittenen und stark gewelkten Blättern angestellt hat, lassen sich nicht sogleich Schlüsse ziehen auf die Pflanze unter normalen Bedingungen.

Aber auch, abgesehen von dieser Ausscheidung von flüssigem Wasser, gehen nicht immer Verdunstung und Assimilation regelmässig zusammen. Wir finden einerseits assimilirende Zellen, welche so gut wie nicht verdunsten, anderseits verdunstende Zellen, welche nicht assimiliren. Besonders mit den letzteren werden wir uns in diesem Abschnitt beschäftigen.

A) Der Verdunstungsapparat bei Fegatella conica.

Bei Fegatella conica findet sich unmittelbar unter der Athemöffnung eine Gruppe von Zellen, welche in eine lange Spitze ausgezogen sind und mit dieser Spitze nach der Oeffnung hin convergiren (Fig. 22).

Schon Voigt gibt in seiner schon mehrfach erwähnten Abhandlung eine Zeichnung von verschiedenen Entwickelungsstadien dieser „Schnabelzellen“. Es sind die obersten Zellen der perlschnurähnlichen Zellfäden, welche diese eigenthümliche Ausbildung zeigen. Im untern Theil der Zelle finden sich einige spärliche Chlorophyllkörner, der obere zugespitzte Theil wird von einer grossen Vacuole eingenommen.

Der eigenthümliche Bau erinnert zuerst einigermassen an die Papillen der Oberhautzellen gewisser tropischer Schattenpflanzen, für welche Stahl (48) bekanntlich die Bedeutung als Lichtfänge nachgewiesen hat. Doch sind Anordnung und Gestalt, sie sind ja viel länger ausgezogen, mit dieser Auffassung nicht im Einklang. So wurde es mir bald wahrscheinlich, dass ihnen eine besondere Bedeutung als Verdunstungsapparate zukommen möchte. Es gelingt in der That relativ leicht, den Nachweis zu liefern, dass diese Zellen eine sehr starke Verdunstung zeigen.

Lässt man in der schon beschriebenen Weise ein Thallusstück mit anhaftender Erde eine verdünnte Lösung von rothem Blutlaugensalz aufsaugen und schlägt dann nach einer bestimmten Zeit das Blutlaugensalz durch kochenden Alkohol nieder und bringt die unter Alkohol angefertigten Schnitte in eine wässerige Ferrosulfatlösung, so entsteht ein Niederschlag von unlöslichem Turnbullblau.

Man hat gegen derartige Methoden den Einwand erhoben, dass die aufgesogene Lösung die Zellen abtödtet, wodurch anormale Verhältnisse geschaffen würden. Wenn man aber die Lösung in einer Verdünnung zu $^1/_2$ % anwendet, so scheint sie den Zellen meistens nicht oder erst nach längerer Einwirkung zu schaden. Zuerst findet man den ganzen Zellinhalt hellblau tingirt und in diesem Stadium kann man, besonders wenn man zur besseren Fixirung dem Alkohol noch etwas Essigsäure zusetzt, Kern und Plasma noch in völlig normalem Zustand finden. Hat die Einwirkung längere Zeit gedauert oder sind stärker concentrirte Lösungen verwendet worden, so findet man den Plasmakörper zusammengeschrumpft und intensiv blau gefärbt; oft zeigen sich in einem solchen Fall körnige blaue Massen im Zellinnern. Eiweiss speichert bekanntlich Blutlaugensalz, und eine gebräuchliche Eiweissreaction beruht ja auf dieser Eigenschaft; es scheint aber, dass das lebende Plasma diese Fähigkeit noch nicht besitzt, dass also die Speicherung erst anfängt, nachdem durch zu hohe Concentration oder zu lange Einwirkung der Lösung das Plasma abgetödtet worden ist. Obwohl sich hier mit der bekannten Eigenschaft der Undurchlässigkeit des lebenden Plasmas für wenig schädliche

Farbstoffe wie Eosin, eine Analogie zeigt, ist es doch nicht ganz dieselbe Erscheinung, denn das Blutlaugensalz findet sich, wie die hellblaue Tinction mit Ferrisulfat zeigt, wirklich im Innern des Plasmas und der Vacuole.

Wenn man nach dieser Methode Thallusstücke von Fegatella conica behandelt, so bemerkt man zuerst nur, wie in den Rhizoiden ein Niederschlag von blauen Kryställchen und Blaufärbung der Wände auftreten. Hat die Aufsaugung länger gedauert, dann sieht man auch in den lebenden Zellen, welche unmittelbar an den basalen Theil des Rhizoids grenzen, einen hellblau tingirten Inhalt. Ein weiteres Stadium zeigt uns von diesen Zellen vereinzelte im abgestorbenen Zustand fixirt. Im interstitienlosen Gewebe sieht man hier und dort eine sehr undeutliche Tinction. Bisweilen speichert der Schleim in den Schleimgängen. Ein nächstes Stadium zeigt sich im Uebrigen ganz wie das vorhergehende, nur tritt dann plötzlich eine ziemlich intensiv blaue Färbung auf in den Spitzen der „Schnabelzellen“ und in den Diaphragmenzellen zwischen den Luftkammern. Dass auch hier eine Färbung auftritt, muss offenbar darauf zurückgeführt werden, dass all dasjenige Wasser, welches die Epidermis durch Verdunstung abgibt, durch die Diaphragmen treten muss. Oft finden wir in ihnen schon Speicherung und Absterbenserscheinungen, wenn in der Umgebung und im ganzen interstitienlosen Gewebe die Zellen, abgesehen von der hellblauen Tinction, noch ganz normal aussehen.

In den „Schnabelzellen“ haben wir einen Endpunkt der Wasserbahnen zu sehen, da hier eine ziemlich starke Tinction auftritt, während in den unteren Zellen derselben Fäden und in der ganzen Umgebung sich noch so gut wie keine Färbung zeigt. Daraus kann man mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit den Schluss ziehen, dass in diesen Zellen durch Verdunstung sich die Blutlaugensalzlösung concentrirt hat.

In noch späteren Stadien findet man zuerst in den Schnabelzellen Absterbeerscheinungen, welche dann nachträglich, von hier ausgehend, auch in dem Assimilationsgewebe, in der Epidermis und im interstitienlosen Gewebe auftreten.

Wenn man anstatt rothem oder gelbem Blutlaugensalz Thalliumsulfat in verdünnter Lösung aufsaugen lässt, welches sich bekanntlich mit Kochsalzlösung niederschlagen lässt, so sieht man auch in den Schnabelzellen schon zahlreiche Kryställchen auftreten, wenn solche in der Epidermis, im interstitienlosen und im Assimilationsgewebe erst sehr spärlich und vereinzelt vorhanden sind.

Im Allgemeinen dürfte aber das Blutlaugensalz dem Thalliumsulfat gegenüber den Vorzug verdienen, weil es leichter niedergeschlagen wird und man also mehr Gewissheit hat, dass der Niederschlag sich wirklich da bildet, wo in der normalen Pflanze die Salzlösung sich fand und auch, weil diese Reaction empfindlicher zu sein scheint. Bei derartigen Untersuchungen wird es aber jedenfalls empfehlenswerth sein, beide Methoden anzuwenden, damit die Ergebnisse einander gegenseitig controlliren.

Die Reaction des Ferricyankalium S mit Ferrosulfat ist der entsprechenden des Ferrocyankaliums mit Ferrisalzen, wobei nicht Turnbulls, sondern Berlinerblau entsteht, darum vorzuziehen, weil das Berlinerblau immerhin noch einigermassen löslich ist und sich daher nachträglich verbreitet.

Die Aufhebung der Turnbullblaupräparate kann nicht in der gewöhnlichen Glyceringelatine stattfinden, weil hier der Niederschlag farblos wird und verschwindet; es lassen sich aber die Präparate aufheben in gewöhnlichem concentrirtem oder Essigsäureglycerin.

Eine Aufhellung dicker Schnitte durch Behandlung mit concentrirter Salzsäure schadet nur wenig, desgleichen die Behandlung mit Kalilauge, worin der Niederschlag zwar entfärbt wird, aber die Farbe tritt bei Behandlung mit irgend einer Säure wieder auf. Allerdings diffundirt bei solch energischer Behandlung der Niederschlag einigermassen.

Besonders stark tritt die Färbung in den Spitzen der Schnabelzellen auf bei etwas bewegter Luft, wenn die Objecte frei im Zimmer oder unter einer tubulirten Glasglocke, durch welche fortwährend ein Strom trockener Luft hindurch gesogen wird, sich befinden.

B) Versuche mit Fimbriaria Stahliana.

Wir wissen aus den Untersuchungen von Stahl (49), dass bei höheren Pflanzen die Schliesszellen der Spaltöffnungen eine starke Verdunstung zeigen. Bei Fimbriaria Stahliana gelang es mir mit Leichtigkeit ähnliches in dem unteren Ringe der kanalförmigen Athemöffnungen nachzuweisen.

Wird ein fructificirendes Rasenstück von Fimbriaria Stahliana in der Art, wie es für Fegatella conica beschrieben wurde, veranlasst, eine Lösung von rothem Blutlaugensalz aufzusaugen, so lässt sich nachher in den Zellen des unteren Ringes der Athemöffnungen eine sehr starke Blaufärbung nachweisen, während das übrige Gewebe der Inflorescenz noch kaum tingirt ist. Auch der Gegensatz zwischen dem

unteren „Schliessring“ und den übrigen Ringen ist sehr scharf. Erst nachdem die Aufsaugung viel länger gedauert hat, tritt die Blaufärbung auch in dem Assimilationsgewebe, in den Epidermiszellen und in den übrigen Ringen der Athemöffnung auf. In dem untern Ring der Athemöffnung kann die Concentration des Blutlaugensalzes nicht durch Speicherung beim Durchtritt der Flüssigkeit entstanden sein; wir haben hier wie in den Schnabelzellen von Fegatella einen Endpunkt der Wasserbahn.

Auch mit einer halbprocentigen Thalliumsulfat- und nachträglicher Behandlung mit Kochsalzlösung lässt sich in den Zellen des unteren Ringes eine starke Ansammlung der charakteristischen Thalliumchloridkryställchen beobachten. Da derselbe Versuch auch mit Thallusstücken von Marchantia nitida gelingt, so dürfen wir wohl annehmen, dass überall, wo bei den kanalförmigen Athemöffnungen der untere Ring aus sehr grossen Zellen mit klarem Inhalt besteht, diesen Zellen eine sehr starke Verdunstung eigen ist.

C) Ueber die Bedeutung der localisirten Verdunstung.

Die starke Verdunstung des Schliessringes der Athemöffnung wie die entsprechende Erscheinung in den Schliesszellen der Spaltöffnungen der Gefässpflanzen muss als eine äusserst zweckmässige Einrichtung angesprochen werden, denn durch diese sehr starke Verdunstung ist der Apparat so empfindlich, dass er, wenn die Wasserzufuhr zu diesen Zellen etwas herabgesetzt wird, unmittelbar mit Verengerung oder Verschluss reagirt.

Bei Verengerung des Ringes wird die Verdunstung dieser Zellen geringer, zum Theil, weil der Inhalt sich concentrirt, zum Theil, weil die verdunstende Oberfläche verkleinert wird. So wird bei herabgesetzter Wasserzufuhr bald ein Gleichgewichtsstadium erreicht, wo die Verdunstung und die Wasserzufuhr zu den Schliesszellen ins Gleichgewicht kommen. Bei höheren Pflanzen ist bekanntlich der Turgor der Schliesszellen nicht das einzige Moment, welches die Weite der Spalte beeinflusst, auch der Turgor in den Nebenzellen und Beleuchtungsverhältnissen spielen hier in manchen Fällen eine sehr grosse Rolle.

Dass die Schnabelzellen des Verdunstungsapparates bei Fegatella conica sich aus den oberen, gewöhnlich grünen Zellen der perlschnurähnlichen Zellfäden phylogenetisch entwickelt haben, wird kaum noch zu bestreiten sein.

Nicht nur weisen die Entwickelungsstadien dieser Zellen (siehe Voigt l. c.) darauf hin, sondern man findet bei mehreren anderen

Marchantiaceen, wie wir noch näher sehen werden, den Anfang von derartigen Verdunstungsapparaten. Was kann nun diese Trennung der zwei Functionen, Verdunstung und Assimilation, für eine Bedeutung haben?

Erstens wird die totale Verdunstung der Pflanze gesteigert und so ist es verständlich, dass wir diese Einrichtung gerade bei der typisch hygrophilen Fegatella finden. Die Spitzen der Verdunstungszellen convergiren alle nach der Oeffnung, suchen so zu sagen in möglichst trockene Luft zu kommen.

Zweitens wird diese Verdunstungsfunction, welche ursprünglich hauptsächlich den assimilirenden Zellen selbst zufiel, diesen mehr oder weniger entnommen, was ihrer Assimilationsthätigkeit zu Gute kommen mag. Die Wasserversorgung der oberen Zellen der confervenartigen Zellfäden wird gewöhnlich eine relativ spärliche sein, bei zu starker Verdunstung kann man sich leicht denken, dass die Assimilationsthätigkeit dieser Zellen beeinträchtigt werden würde. Jetzt findet die Verdunstung hauptsächlich statt in der Nähe der Athemöffnung; die relativ trockene Luft, welche eindringt, wird hier schon stark angefeuchtet, und so wird das eigentliche Assimilationsgewebe entlastet. Dass diese letztere Bedeutung — Schutz des Assimilationsgewebes — zuweilen in den Vordergrund rücken kann, zeigt uns Targionia hypophylla.

Bei dieser Pflanze finden wir, obwohl sie entschieden ein Xerophyt ist, ziemlich weite Athemöffnungen. Das Assimilationsgewebe besteht aus perlschnurähnlichen Zellfäden, welche aber hier länger sind wie bei Marchantiaarten, Fegatella und Lunularia.

Die Athemöffnung wird beinahe verstopft (Fig. 24) durch grosse, blasig angeschwollene Verdunstungszellen. Bei reichlicher Wasserzufuhr kann man auch hier leicht eine starke Verdunstung in diesen Zellen nachweisen.

Dass hier der Schutz des Assimilationsgewebes Hauptzweck dieses Verdunstungsapparates ist, kommt mir sehr wahrscheinlich vor.

Die erstgenannte Function — allgemeine Steigerung der Verdunstung — kommt oft zum Ausdruck in sehr feucht und in unbewegter Luft gehaltenen Culturen von Marchantia nitida und Lunularia cruciata. In solchen Fällen zeigen sich auch die obersten Zellen der unmittelbar unter der Athemöffnung frei endenden Zellfäden etwas angeschwollen, die Chlorophyllkörner weichen nach dem unteren Theil der Zellen zurück und der obere Theil wird nun von einer grossen Vacuole eingenommen.

Mit der in diesem Abschnitt besprochenen localisirten Verdunstung zeigt die Wasserausscheidung aus den Archegonständen von Corsinia marchantioides eine gewisse Analogie.

Diese Erscheinung, welche von Leitgeb (27) und von Kienitz Gerloff (18) genauer verfolgt worden ist, hat aber, wie auch diese Forscher betonen, eine andere biologische Bedeutung, nämlich die Archegone längere Zeit empfängnissfähig zu erhalten.

Abschnitt IV. Einwirkung äusserer Einflüsse auf die Gestalt.

Wir haben gesehen, wie sich viele Eigenthümlichkeiten im Bau der verschiedenen Species unmittelbar zurückführen lassen auf Standortsverhältnisse. Wir wollen jetzt den directen Einfluss der Standortsverhältnisse oder Culturbedingungen auf die verschiedene Ausbildung derselben Arten etwas näher ins Auge fassen. Inwiefern wirken die äusseren Umstände, welche im Laufe der Phylogenie die ganze Gestalt umzubilden im Stande waren, auch unmittelbar umgestaltend auf die einzelnen Species ein?

Besonders darum ist auch eine Discussion dieser Frage von Interesse, weil die in dieser Arbeit niedergelegten Resultate zum Theil nur an lebenden, in Gewächshäusern unter von den ursprünglichen Standortsverhältnissen abweichenden Bedingungen cultivirtem Material gewonnen wurden.

A) Lichtwirkung.

Stahl berichtet (46) im Anschluss an ausführlichere Untersuchungen über die Ausbildung des Laubblattes unter verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen auch über einige an Marchantia polymorpha angestellte Versuche, woraus eine sehr starke Abhängigkeit in der Ausbildung des Assimilationsgewebes von den Beleuchtungsverhältnissen hervorgeht.

Es wurden Aussaaten von Brutknospen verschieden starker Beleuchtung ausgesetzt. In den Culturen, welche sich an der Sonne entwickelten, zeigten die obersten Zellen der confervenartigen Zellfäden eine den Palissadenzellen ähnliche Ausbildung.

„Ist das Licht dagegen zu kärglich bemessen, so entwickeln sich die Brutknospen nur sehr langsam und es tritt, selbst bei schon ziemlich umfangreichem Thallus, die Differenzirung derselben nur unvollkommen ein. Nach etwa zwei Monaten hatten die schon mehrfach verzweigten Pflänzchen eine Länge von 4 mm auf 1 mm Breite

erreicht. Von Luftkammern und Spaltöffnungen war jedoch noch keine Spur vorhanden; das Chlorophyll war noch ziemlich gleichmässig auf alle Zellen vertheilt, höchstens etwas spärlicher in den grösseren Zellen in der Mitte des Laubquerschnittes.

In den etwas besser beleuchteten Pflänzchen waren einzelne sehr niedrige Luftkammern zur Entwickelung gekommen, aus deren Grund wenige quergestreckte Papillenzellen hervorragten. Alle diese Schattenformen waren keineswegs etiolirt, sondern sie kehrten wie durchaus normal entwickelte Exemplare dem Lichte der Oberfläche zu."

Kny hat dann diese Ergebnisse der Stahl'schen Untersuchung mittheilend (20) noch eine eigene Beobachtung hinzugefügt.

Er sagt von seinen Versuchen: „Sie zeigen, dass nicht die stärkste im Freien bei uns vorkommende Lichtintensität, sondern ein etwas geringerer Grad der Beleuchtung die Ausbildung des Assimilationsgewebes in den Luftkammern am meisten begünstigt. Am 1. Juli 1889, nach zwei Monaten fast andauernd heiterer, sehr trockener und warmer Witterung wurde von mir festgestellt, dass an Exemplaren, welche unter schwacher Beschattung benachbarter Bäume erwachsen waren, sowohl die Ausbildung des Assimilationsgewebes, als auch des unter demselben befindlichen chlorophyllarmen Wassergewebes deutlich mehr gefördert war als an Exemplaren, welche der vollen Insolation schutzlos preisgegeben waren. Bei den letzteren bestanden die Reihen der Assimilationszellen meist aus zwei Zellen, bei den Schattenexemplaren meist aus drei, zuweilen selbst aus vier Zellen. In den Schattenexemplaren waren die Endzellen der Reihen überdies stärker palissadenartig verlängert als in den Sonnenexemplaren.

Als einige Wochen später Sprosse von Exemplaren derselben beiden Standorte verglichen wurden, welche sich bei vorwiegend bedecktem Himmel entwickelt hatten, wurde im Grossen und Ganzen ein umgekehrtes Verhältniss gefunden. Dies deutet darauf hin, dass nicht der höchste bei uns vorkommende Beleuchtungsgrad, sondern eine etwas geringere Stufe der Lichtwirkung für die Gewebedifferenzirung von Marchantia als die günstigste zu betrachten ist."

Ohne die Richtigkeit der Beobachtung im Mindesten anzweifeln zu wollen, möchte ich mir hier doch eine kleine Bemerkung gestatten.

Mit der Lichtintensität ging natürlich eine stärkere Erwärmung, also reichlichere Verdunstung, zusammen. Dass die Wasserzufuhr zu den obersten Zellen der „confervenähnlichen" Zellfäden bei sehr starker Verdunstung — welche sich bei der andauernd heiteren, sehr trockenen und warmen Witterung erwarten lässt — auch bei sehr reichlicher

Wasserversorgung eine mangelhafte sein kann, haben wir schon in anderm Zusammenhang bemerkt. Dass die starke Verdunstung als solche hemmend einwirken kann auf das Längenwachsthum der bewussten Zellfäden, lässt sich ohne Weiteres erwarten. Meiner Ansicht nach dürfte man erst dann den Schluss ziehen, dass die höhere Lichtintensität das Zweizelligbleiben der Zellfäden bedingte, wenn die mit dieser höheren Lichtintensität zusammengehende stärkere Verdunstung ausgeschaltet gewesen wäre.

Ich glaube, dass wir gerade in den Ergebnissen dieser von Kny angestellten Untersuchungen ein gutes Beispiel dafür finden, wie die zwei Gestaltungsursachen, welche zusammen beinahe ausschliesslich die Ausbildung des Assimilations- und Verdunstungsgewebes bedingen, einander entgegengesetzt wirken können. Dass in den Versuchen von Stahl thatsächlich die verschiedene Lichtintensität und nicht die ungleiche Verdunstung die eigenthümliche Ausbildung des Assimilationsgewebes in den verschiedenen Kulturen bedingte, wird noch deutlicher werden aus den Ergebnissen von Versuchen, worin diese Lichtintensität gleich, aber die Verdunstungsgrösse eine variirende war.

B) Etiolirungserscheinungen.

Ursprünglich versteht man unter Etiolirung den Complex von Erscheinungen, welche an bei Lichtabschluss cultivirten Pflanzen auftreten.

Die auffälligste und sich in den meisten Fällen zeigende Erscheinung ist hierbei das Farblosbleiben; beinahe immer kommen noch hierzu übermässige Verlängerung der Stengeltheile, Kleinbleiben der Blätter u. s. w.

Diese Erscheinungen werden nicht alle unmittelbar vom Lichtmangel bedingt. Mit der Verdunkelung geht in den meisten Fällen ein sehr hoher Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre zusammen; dazu kommt noch, dass sehr viele Pflanzen im Dunkeln ihre Spaltöffnungen schliessen. Hauptsächlich scheinen es drei Momente zu sein, welche zusammen die bekannten Etiolirungserscheinungen hervorrufen: erstens der unmittelbare Lichtmangel, zweitens infolge dieses Lichtmangels Ernährungsstörungen und drittens eine sehr herabgesetzte Verdunstung. Jeder dieser Momente für sich bedingt einzelne Erscheinungen des Gesammtbildes.

Wenn wir zunächst den Ausdruck Etiolirung anwenden, so geschieht dies nur der Kürze wegen; wir werden die Frage zu beant-

worten suchen, welche Erscheinungen infolge herabgesetzter Verdunstung bei den Marchantiaceen auftreten.

Die grösseren Marchantiaceen: Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata, Fegatella conica, Plagiochasma crenulatum und elongatum, Dumortiera hirsuta u. s. w. zeigen, wenn im Gewächshaus in der gewöhnlichen Weise auf Blumentöpfen cultivirt, beinahe immer im Vergleich zu den im Freien wachsenden Exemplaren eine eigenthümliche Wachsthumsweise. Der Thallus ist nicht wie dies gewöhnlich der Fall ist, dem Substrat eng angedrückt, sondern richtet sich in die Höhe.

Es zeigt sich bald, dass wir es hier nicht mit einer Lichtwirkung zu thun haben, denn die verschiedenen, in die Höhe gerichteten Thalluslappen sind gar nicht in bestimmter Weise zum einfallenden Lichte einander parallel orientirt.

Es ergab sich bei Versuchen, welche angestellt wurden mit Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata, Fegatella conica und Dumortiera hirsuta, dass es nur die herabgesetzte Verdunstung ist, welche diese Erscheinung hervorzurufen im Stande ist. Jede der genannten Arten wurde auf drei verschiedene Weisen cultivirt. Ein Rasenstück wurde auf dem Grunde eines Glasgefässes unter Wasser cultivirt, die beiden anderen in Blumentöpfen auf Gartenerde, das eine Mal in nahezu absolut feuchter Luft und das andere Mal auf feuchtem Substrat, aber in sehr trockener Luft. Die verschiedenen Culturen standen unmittelbar neben einander während des Sommers an einem sehr hellen aber nicht direct besonnten Ort.

Die Culturen, welche sich in trockener Luft entwickelten, zeigten ein sehr schön angedrücktes Wachsthum und schöne dichotome Verzweigung, nur Dumortiera hirsuta entwickelte sich spärlich, aber ebenso wie die andern eng dem Substrat angedrückt. Die Culturen in feuchter unbewegter Luft, es wurde einfach eine Glasglocke über den immer reichlich begossenen Blumentopf gestellt, zeigten ein starkes Längenwachsthum, wenig Verzweigung und waren beinahe senkrecht in die Höhe gerichtet. Brutknospenbildung kam an den neu gebildeten Trieben von Marchantia polymorpha und Lunularia cruciata nicht mehr vor, während dieselben in der Cultur in trockener Luft reichlich vorhanden waren. Eigenthümlich war auch die abnorm starke Bildung von glatten Rhizoiden, welche oft bündelweise von der Mittelrippe herabhingen. Von den untergetauchten Culturen entwickelte sich Fegatella sehr gut und Marchantia

auch einigermassen. Beide zeigten ein ähnliches Bild, wie die in feuchter Luft entwickelten Exemplare; die neuen Sprosse waren senkrecht in die Höhe gerichtet, in die Länge gestreckt und wenig verzweigt. Die Rhizoidenbildung war hier eine spärliche.

Da der Einfluss verschiedener Beleuchtungsverhältnisse hier ausgeschaltet war, müssen wir die Ursache dieser Aenderungen in der Wasseraufnahme und Verdunstung suchen. Die Gewächshausculturen zeigen ein Zwischenstadium zwischen den extremen in absolut feuchter und in sehr trockener Luft entwickelten Exemplaren. Wenn man die verschiedenen Culturen anatomisch untersucht, so findet man nur geringe Unterschiede; die Athemöffnungen sind bei der Wassercultur etwas kleiner; auf die Unterschiede in der Rhizoidenbildung wies ich schon hin; die Epidermis hat etwas weniger Chlorophyll bei den in trockener Luft cultivirten Exemplaren und die Schuppen weichen bei den etiolirten Exemplaren oft aus einander, was unmittelbar mit der verlängerten Wachsthumsweise zusammenhängt.

Aehnliche Erscheinungen, wie die hier beschriebenen, hat auch Mattirolo wahrgenommen (31) bei Grimaldia dichotoma (artificialmente coltivata in camera umida). Er sagt hierüber: „In queste nuove condizioni si ottiene dopo pochi mesi una forma di tallo differente assai da quello normale. La pianta si adatta mirabilmente alle nuove condizioni di stazione; secompaiono in essa grado gli inspessimenti caratteristici delle sue cellule epidermoidali, diminuisce la potenzialita dallo strato che noi abbiamo indicato col nome di strato meccanico, in paragone a quello degli individui viventi nelle naturali condizioni. La fronda si allarga e nello stesso tempo, le scaglie brune caratteristice si riducono nelle dimensioni e nel numero, sine alla totale scomparsa, che si puo osservare dopo mesi di coltivazione.

In queste condizioni di vegetazione la Grimaldia portata nell'esiccatore non si dimostra piu capace di resitere alla secchezza e muore."

C) Standortsvarietäten.

Wir haben gesehen, wie Lichtmangel und sistirte Verdunstung eine ganz verschiedene Wirkung ausüben. Dass die ungenügende Beleuchtung viel stärker auf den Organismus einwirkt wie die sistirte Verdunstung liegt offenbar an dem mit der ungenügenden Beleuchtung verbundenen Nahrungsmangel. Wo man im Freien „Standortsvarietäten" antrifft, und wo unsere Gewächshausculturen Abweichungen

zeigen von den im Freien wachsenden Pflanzen, haben gewöhnlich beide Ursachen in verschiedenem Grade zusammengewirkt.

In vielen Fällen, wo von Standortsvarietäten mit einem sehr abweichenden Bau die Rede ist, dürfen wir derartige, durch Lichtmangel und ungenügende Verdunstung krankhaft entwickelte, nur ein kümmerliches Leben fristende Formen vor uns haben.

So, wenn Limpricht von Marchantia polymorpha redend, sagt (28): „Anatomisch sehr abweichend sind die zarthäutigen, durchscheinenden Laubmassen eingetauchter Sumpfformen mit wenig oder gar nicht entwickelter Lufthöhlenschicht und zuweilen fast fehlenden Spaltöffnungen.“ Interessant ist in dieser Beziehung, dass in der Synopsis (10) eine Varietät Marchantia polymorpha communis riparia angeführt wird mit „Receptacula pauciflora, saepe sterilia“.

Dass aber doch auch von Marchantia polymorpha neben diesen nicht seltenen krankhaften Entwickelungszuständen auch wenigstens eine Varietät vorkommt, welche untergetaucht oder schwimmend reichlich fructificirt, nach Sauter (40) in fliessendem Wasser, dürfen wir als sicher annehmen.

In den meisten Fällen aber, wo von einer sehr starken und tief eingreifenden Variabilität der Marchantiaceen die Rede ist, hat man es meiner Ansicht nach mit pathologischen Zuständen zu thun, die auch wohl in extremen Fällen, ebenso wie in den beschriebenen Culturen in absolut feuchter Luft, nicht mehr fortpflanzungsfähig sein werden.

Geringere Variationen sind auch im Freien oft wahrgenommen worden. So habe ich Fegatella formen gesammelt, welche ziemlich grosse Unterschiede in Farbe, Verzweigung und Entwickelung der Schuppen zeigten; es gelang mir aber nicht einigermassen auffällige Unterschiede in der Struktur nachzuweisen.

Auch eine hierauf bezügliche Stelle von Leitgeb (23) sei hier citirt. Er sagt, von Peltolepis, Sauteria und Clevea redend: „So fand ich von gewissen (wie es scheint trockenen) Standorten die Luftkammern nur sehr wenig schief verlaufend, nach der Dorsalseite des Thallus hin aber bedeutend erweitert, und mit der von der Athemöffnung durchsetzten Oberhaut blasig über die Oberfläche hervortretend; von anderen Standorten sind diese blasigen Auftreibungen gar nicht vorhanden, die Luftkammern verlaufen sehr schief gegen die Oberfläche und infolge dessen wird auch die durch den Ansatz der Kammerwände hervorgebrachte Areolation der Dorsalfläche kaum bemerkbar.“

Von ferneren mikroskopischen Strukturverhältnissen, die variiren sollen, nennt Voigt die Verdickungen der Wände zwischen den einzelnen Epidermiszellen (53): „Ringsverdickte Epidermiszellen zeigen sehr schön Grimaldia barbifrons und Lunularia vulgaris, doch fehlt der in unseren Gewächshäusern lebenden Form letzterer Art dieses Merkmal . . .; indessen ist wohl zu beachten, dass auch die südeuropäischen Formen jene Verdickungen nicht ganz constant zeigen."

Im Allgemeinen dürfte man annehmen, dass, wo die Standortsverhältnisse nicht extrem ungünstige sind, oder vom Versuch solche geschaffen werden, die Abänderungen, welche die einzelnen Arten zeigen, keine sehr weitgehenden sind.

Unsere Gewächshausculturen zeigen sich meistens ziemlich stark abgeändert unter dem Einfluss der zu geringen Verdunstung und nur wenig unter dem der herabgesetzten Beleuchtung. Die zu geringe Verdunstung beeinflusst hauptsächlich die Wachsthumsweise, und nur in geringem Maasse die mikroskopischen Strukturen.

An junge Sprossen von Marchantia nitida und chenopoda fand ich nur gewöhnliche, keine kanalförmigen Athemöffnungen. Mirbel gibt auch schon eine Zeichnung von einem Querschnitt durch einen jungen Thallus von M. polymorpha mit einer gewöhnlichen, nicht kanalförmigen Athemöffnung, die er allerdings als eine von unten noch nicht geöffnete kanalförmige deutet. Das Präparat, wonach diese Zeichnung angefertigt wurde, war offenbar ziemlich dick und schief getroffen, woraus diese ungenaue Deutung zu erklären ist.

D) Das interstitienlose Gewebe.

Die bis jetzt besprochenen Wachsthumsweisen sind nicht zu verwechseln mit den Krümmungen und Bewegungen, welche infolge von Wasserverlust im Thallus auftreten. Diese sind bei den nicht xerophyten Arten wenig ausgeprägt und scheinen hier von Turgoränderungen im interstitienlosen Gewebe abzuhängen. Man hat dieses Gewebe als Wassergewebe betrachtet, als ein solches ist es aber bei den meisten Arten nicht entwickelt. Als typisches Wassergewebe kann man ein Gewebe betrachten, das ausgebildet ist zu dem Ziel, um das Assimilationsgewebe in Perioden von unzureichender oder ganz fehlender Wasserzufuhr mit Wasser zu versorgen. Daher haben die Epiphyten, wo die Wasserzufuhr öfters ganz aufhört, meistens Wassergewebe ausgebildet. Auch die Schattenpflanzen, welche während kurzer Zeit oft sehr stark verdunsten, und wo für diese

momentan sehr starke Verdunstung die Wasserzufuhr nicht ausreichen würde, bilden solche Gewebe aus. Die meisten Marchantiaceen aber haben nicht einen solchen Charakter; hier genügt die Wasserzufuhr meistens, um den Verbrauch unmittelbar zu decken.

Ich würde das interstitienlose Gewebe eigentlich als die mechanische Hauptmasse des Thallus betrachten, welchem dann nebenbei die Function der Leitung zukommt. Der Turgor in diesem Gewebe ist das mechanische Moment des Thallus.

Wenn die Wasserzufuhr aufhört, wenn man z. B. ein Thallusstück vom Boden loslöst und etwas abwelken lässt, geben die oberen Schichten des interstitienlosen Gewebes Wasser an das Assimilationsgewebe ab; der Turgor verringert sich in diesen Schichten, welche sich dadurch zusammenziehen, während die Unterseite mit den todten Schuppen und Rhizoiden bedeckt, dieser Zusammenziehung nicht folgen kann. So gibt diese Turgorabnahme Anlass zum Auftreten von Krümmungen und Bewegungen im Thallus.

Bei den gewöhnlicheren Arten, Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata, Fegatella conica u. s. w. sind diese Bewegungen unregelmässig und nicht sehr stark, die Ränder krümmen sich etwas nach oben. Hebt man durch Plasmolyse oder durch Tödtung des Zellinhalts in kochendem Wasser den Turgor überall auf, dann wird der ganze Thallus schlaff; bei starkem Welken tritt diese Erscheinung auch ein. Diese schwachen unregelmässigen Krümmungen nnd das gänzliche Schlaffwerden des Thallus finden wir nicht bei den xerophyt ausgebildeten Formen. Hier tritt bei Wasserverlust eine sehr charakteristische Zusammenfaltung auf, worauf wir sogleich noch zurückkommen.

Bei den unregelmässigen Krümmungen, welche die nicht xerophyten Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata, Fegatella conica u. s. w. zeigen, spielen also Turgorunterschiede die Hauptrolle und glaube ich, dass den Bewegungen keine besondere Bedeutung zuzuschreiben ist. Das interstitienlose Gewebe dient natürlich nebenbei auch als Leitungsbahn. So muss das Wasser, welches an der Oberseite verdunstet und an der Unterseite von Rhizoiden aufgenommen wurde, immer auf eine kurze Strecke durch das interstitienlose Gewebe befördert werden; aber auch die plastischen Nährstoffe, die zum Vegetationspunkt des Thallus, zu den Antheridien- oder Archegonienständen oder zu den Brutbechern geleitet werden, müssen dieser einzigen Bahn folgen. Im Sommer und Herbst findet man denn auch reichlich Stärke in diesem Gewebe; im Winter,

während es fror, gelang es mir bei Lunularia cruciata — die bekanntlich überwintert — nicht, Stärke nachzuweisen.

Die im normalen Zustande dem Boden angedrückte Wachsthumsweise hat im „Kampf ums Dasein“ für die grösseren Formen eine gewisse Bedeutung. Wenn man sieht, wie Culturen, welche einzugehen drohen, regelmässig von Mooseu überwuchert werden, wie auch in der freien Natur Laubmoose und Marchantiaceen oft am selben Standort vorkommen — so stellt z. B. Funaria hygrometrica genau dieselben Forderungen an ihren Standort wie Lunularia cruciata — dann muss es wohl auffallen, wie unter dem dem Boden eng angedrücktem Thallus diese Feinde, des Lichtes beraubt, erstickt werden können; ebenso wie mehrere Distelarten und besonders Plantago media darum gerade solche lästige Unkräuter sind, weil unter den dem Boden dicht angedrückten Blattrosetten alles übrige Wachsthum erstickt wird. So kämpft Lunularia cruciata selbst oft mit Erfolg gegen Gräser um den Standort. Wir sehen dann auch meist im Freien die Marchantiaceen, wenigstens die grösseren Arten, in ziemlich ansehnlichen Rasen auftreten, keine andere Pflanze zeigt sich dazwischen.

E) Bewegungen der Xerophyten.

Im Gegensatz zu den unregelmässigen Krümmungen, welche die nicht xerophyten Marchantiaceen bei Wasserverlust zeigen, stehen die sehr regelmässigen Krümmungen, welche bei einigen Xerophyten, wo das interstitienlose Gewebe zu sehr starker Entwickelung gekommen ist, auftreten; hier schlagen sich die Ränder bei Eintrocknung sehr regelmässig nach oben um.

Mattirolo, welcher diese Erscheinung in Verbindung mit der Fähigkeit, die Lebenserscheinungen zeitweise zu sistiren, besonders bei Grimaldia dichotoma untersucht hat, sagt darüber (30) von der Gr. dichotoma redend, folgendes: „colla secchezza atmosferica il suo tallo diminuiva grandemente di volume e si ripiegava in modo, che la superficie superiore verde veniva per questo fatto nascosta dall'accartocciamento dei margini liberi ricoperti dalle scaglie nere.“

Mattirolo wies auch nach, dass nach Entfernung der Oberhaut und des Assimilationsgewebes das interstitienlose Gewebe (strato meccanico) auch allein diese Bewegungen auszuführen im Stande ist. „Da queste osservazioni ragionevolmente quindi fui condotto a dedurre, che la sede del movimento del tallo nella Grimaldia risie-

deva negli elementi dello strato meccanico, il quale, anche se libero dagli altri strati, operava sempre il tipico movimento di chiusura."

Mattirolo sucht die Ursachen dieser Bewegungen nur in den Eigenschaften der Zellhaut — „Il fenomeno in discorso dipende esclusivamente dalla proprieta delle membrane cellulari mucificabili capaci di rigonfiarsi esegeratamente in contatto dell'aqua . . ." — da diese Erscheinung des Zusammenklappens sich auch zeigte, wenn zuvor mit Jodwasser, Alkohol, Sublimat u. s. w. der Zellinhalt getödtet worden war. In den Fällen, wo die Erscheinung so regelmässig auftritt, wie bei Grimaldia dichotoma, wird diese Erklärung wohl richtig sein; hier werden wir auch wohl mit Mattirolo das Zusammenfallen des Thallus als Schutz gegen zu starke Austrocknung des Assimilationsgewebes aufzufassen haben.

An unseren Gewächshausculturen tritt diese Erscheinung nicht mit solcher Regelmässigkeit auf, wie Mattirolo sie für im Freien gesammelte Exemplare angibt. Wir sahen auch schon, wie nach Untersuchungen desselben Autors, die Fähigkeit das Leben zu sistiren, bei Culturen in sehr feuchter Luft ganz verloren geht.

Abschnitt V. Die Wasserversorgung der Laub- und Lebermoose.

Wir haben gesehen, wie die Rhizoiden der Marchantiales an die Function der Wasserleitung in hohem Grade angepasst sind, und wie der verschiedene Bau des Assimilationsgewebes und der Epidermis theilweise auf die verschiedenen Standortsverhältnisse und Verdunstungsbedingungen zurückgeführt werden kann.

Es wird in diesem Zusammenhang nicht uninteressant sein, auch in Kurzem einen Blick zu werfen auf die Wasserversorgung der Laubmoose und der nicht in dieser Arbeit behandelten Lebermoose.

Bei den Laubmoosen findet kaum eine Wasseraufnahme aus dem Boden statt; sie wirken, wie Oltmanns deutlich klargelegt hat (34), wie ein Schwamm, welcher sich mit Wasser vollsaugt und vegetiren jedesmal solange, bis dieses Wasser verdunstet ist.

Haberlandt (11) hat gegenüber Oltmanns die Ansicht vertreten, dass den Laubmoosen eine beträchtliche innere Leitung zukomme und hat den Centralstrang als Leitungsbahn für diese Wasserbewegung angesprochen. Dass dies im Fruchtstiel der Fall ist, ist ohne Weiteres klar, in den Stammtheilen aber scheint die Sache anders zu liegen.

Leider hat Haberlandt bei den Versuchen (11), wodurch er seine Ansicht zu stützen meint, einen verhängnissvollen Fehler be-

gangen, indem er immer mit abgeschnittenen und in Wasser gesteckten Moospflänzchen operirte und die Ergebnisse dieser Versuche ohne Weiteres auf die bewurzelte Moospflanze übertrug.

Es stand mir nicht genügende Zeit und hinreichendes fructificirendes lebendes Material zur Verfügung, um diese Frage noch einmal genauer zu prüfen; aber aus einigen vorläufigen Versuchen schien es mir sehr wahrscheinlich, dass der Centralstrang im Moosstämmchen mehr die Function eines Wasserreservoirs für die Vegetationsspitze und die Frucht erfüllt, als die einer Leitungsbahn, welche den Blättern Wasser zuführen soll. An Polytrichumrasen, welche nach kurzer Eintrocknung in eine verdünnte Thalliumsulfat- oder Ferricyankaliumlösung gestellt waren, zeigte sich in den Blattspuren eine Bewegung nicht von innen nach aussen, wie dies Haberlandt's Theorie verlangt, sondern von aussen nach innen. Dagegen stimmt dieses Resultat vollkommen mit der Auffassung, dass dieses zum Theil entleerte Reservoir als welches der Centralstrang aufzufassen wäre — von den Capillarräumen in den Blattachseln aus — durch die Blattspuren hindurch wieder angefüllt werde.

Dass alles Wasser, welches von der Laubmooskapsel verdunstet wird, durch den Centralstrang der Seta nach oben befördert werden muss, ist a priori anzunehmen; wenn man aber den Querschnitt des Centralstranges und seinen Inhalt vergleicht mit der verdunstenden Oberfläche der Laubmooskapsel, dann wird man sich leicht denken können, dass selbst im günstigsten Falle der Wasserstrom im Centralstrang der Seta doch nur sehr langsam sein wird und auch hier also die Function eines Wasserreservoirs für trockene Zeiten mehr in den Vordergrund tritt, wie die einer Leitungsbahn.

Die Complicirtheit des inneren Baues ist in der Reihe der Jungermanniaceen sehr gering, während wir — von den niederen frondosen Formen aufsteigend — eine immer höhere Complicirtheit der äusseren Gestalt finden. Die Arbeiten von Goebel (6) haben uns z. B. über die biologisch hochinteressanten Blattformen von vielen Repräsentanten der Jungermanniaceenreihe unterrichtet; so haben wir in den Wassertaschen der Lejeuniaarten und anderen epiphyten Jungermanniaceen Anpassungen kennen gelernt, die sowohl morphologisch wie biologisch mit gewissen Anpassungen bei epyphyten Phanerogamen — Dischidia (51), Conchophyllum — eine grosse Uebereinstimmung zeigen. Im Gegensatz zu der sehr mannigfaltigen äusseren Gestalt der Jungermanniales zeigt die äussere Gestalt der Marchantiales sehr wenig Abwechselung. Was die frondosen Junger-

mannіaceen und die Anthocerotaceen betrifft, so stehen diese, sowohl dem inneren Bau als der äusseren Gestalt nach, auf sehr tiefer Stufe.

Wir sahen, wie die Xerophyten unter den Marchantiaceen im Stande sind, Trockenperioden in einem eingetrockneten, latenten Zustande zu überleben.

An ein derartiges abwechselndes Sistiren und Wiederaufnehmen der Lebensfunctionen sind bekanntlich die meisten Laubmoose und einige, namentlich die epiphyten Jungermanniaceen auch angepasst. Die meisten Jungermanniaceen und einige Laubmoosgattungen, besonders typisch Mnium, wachsen immer an Standorten, wo die wenig bewegte Luft beinahe mit Wasserdampf gesättigt ist. Hierzu kommt dann noch das Wachsthum in öfters dichten Rasen, wodurch besonders die Luftbewegung und damit die Verdunstung herabgedrückt werden. Diese Arten sind gegen Eintrocknen meistens sehr empfindlich. Bei allen diesen Moosen mit starker Oberflächenentfaltung, besonders bei denjenigen, welche an lufttrockenem Standort vorkommen, finden wir eine Wasserversorgung durch capillar festgehaltenes Wasser. Mit der starken Oberflächenvergrösserung geht nämlich die Bildung von zahlreichen Capillarräumen zwischen den Blättern, in den Blattachseln u. s. w. Hand in Hand. An Standorten, wo die Luftfeuchtigkeit fortwährend hoch ist, ist die Entwickelung dieses Capillarsystems nicht so ausgeprägt wie bei den Formen, welche an abwechselnd feuchtem und trockenem Standorte vorkommen. Hier wird ja durch die Menge des capillar festgehaltenen Wassers bestimmt, wie lange nach jeder feuchten Periode (Regen oder Thaufall) die Pflanze in die trockene Periode hinein vegetiren kann.

Man vergleiche z. B. die Laubmoosgattungen Mnium und Polytrichum. Mnium an Orten mit immer relativ hohem Wasserdampfgehalt der Atmosphäre gebunden, zeigt so gut wie keine capillaren Wasserbehälter, während bei Polytrichum — welches seinen eigentlichen Standort auf feuchtem, aber offenem, besonntem Boden hat — zwischen den Blättern eine sehr grosse Menge Wasser festgehalten werden kann. Auch viele Sphagna und Leucobryum, bei denen dieses Capillarsystem bekanntlich sehr hoch entwickelt ist, kommen vor an Orten mit sehr wechselndem, oft relativ niedrigem Wasserdampfgehalt der Atmosphäre.

So finden wir auch bei den Boden bewohnenden, an sehr feuchte Luft gebundenen Jungermanniaceen, bei Scapania nemorosa, vielen Jungermanniaarten, das Capillarsystem wenig ausgeprägt, um so höher aber bei den Epiphyten, Lejeunia, Colura u. s. w.

Was also bei den Marchantiaceen nur in selteneren Fällen vorkommt, die Eigenschaft, längere Trockenperioden in latentem Zustande zu überdauern, ist bei den übrigen Bryophyten — insoweit sie nicht Standorte mit sehr hoher Luftfeuchtigkeit aufsuchen — Regel. Mit dieser Fähigkeit, die Lebensfunctionen während Trockenperioden zu sistiren, geht die Ausbildung von Capillarwasserbehältern zusammen, wodurch in der feuchten Periode Wasser aufgenommen wird, womit die Pflanze so lange wie möglich in die trockene Periode hinein vegetirt.

Abschnitt VI. Die biologischen Typen der Marchantiales.

In verschiedenem Zusammenhang wurden schon öfters die typisch ausgebildeten Xerophyten, Hygrophilen u. s. w. erwähnt.

Eine kurze Zusammenstellung der zum grössten Theil schon besprochenen charakteristischen Merkmale werden wir jetzt zu geben versuchen.

I. Ephemerer Typus.

Charakteristisch ist die kurze Entwickelungsperiode an relativ feuchtem Standort meist im Herbst oder Frühling. Einige Arten machen den ersten Theil ihrer Entwickelung schwimmend durch.

Das Assimilationsgewebe ist relativ wenig geschützt und das Rhizoidensystem noch wenig entwickelt; die Rhizoiden entspringen zerstreut über die Unterseite.

Die Schuppen sind (mit Ausnahme von Ricciocarpus) wenig entwickelt.

Hierher dürfte die Mehrzahl der Ricciaceen gehören: Riccia glauca, fluitans, crystallina und Ricciocarpus natans.

II. Xerophyter Typus.

Typisch ist das Vermögen, die Lebensfunctionen während trockenen Perioden zu sistiren. Die Epidermis und die Athemöffnungen zeigen einen Bau, welcher sich auf Schutz gegen Verdunstung zurückführen lässt. Das interstitienlose Gewebe ist mächtig entwickelt und fungirt mit als Wassergewebe. Die Rhizoiden sind in Anklang an die Speicherfunction ausgebildet. Die Schuppen sind sehr stark entwickelt und wird hierdurch das capillare Festhalten von relativ grossen Wassermengen ermöglicht. Alle Xerophyten zeigen, wahrscheinlich als Schutz gegen zu starkes Eintrocknen, bei Wasserverlust eine Zusammenfaltung.

Zu diesem Typus gehören von den Ricciaceen Riccia lamellosa (nach den Zeichnungen von Lindenberg zu urtheilen jedenfalls

auch R. nigrella, squamata, minima, palmata und tumida) und Oxymitra pyramidata; von den Marchantiaceen Corsinia marchantioides (nach Leitgeb's Beschreibung zu urtheilen auch Boschia), Targionia hypophylla, Grimaldia dichotoma und Plagiochasma Aitonia.

III. Alpiner Typus.

Dieser Typus, welcher noch nicht erwähnt wurde, zeigt einen halb hygrophilen, halb xerophyten Charakter. Die Athemöffnungen sind klein und verengerungs-, wenn auch nicht ganz verschliessungsfähig. Das interstitienlose Gewebe ist öfters stark entwickelt. Die Oberhaut ist meist ziemlich stark chlorophyllhaltig. Typisch sind die drei Gattungen Clevea, Sauteria und Peltolepis.

Bekanntlich ist das Klima von höheren Gebirgen ausgezeichnet durch die sehr schroffen Uebergänge zwischen hohem Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre und grosser Trockenheit. Leider stand mir von keiner der drei Gattungen geeignetes fructificirendes Material zur Verfügung. Bekanntlich kommen bei Peltolepis zwei, Sauteria eine und Clevea keine Bauchrinne im Inflorescenzstiel vor. Diese Unterschiede in der Wasserversorgung der Inflorescenz im Zusammenhang mit der ganz gleichartigen Ausbildung des vegetativen Thallus lassen biologisch interessante Unterschiede im Bau der Epidermis und Spaltöffnungen der Inflorescenz zwischen den drei Gattungen erwarten.

IV. Lunularia-Typus.

Wir finden hier die Uebergänge zwischen den Xerophyten und Hygrophilen. Von den Xerophyten unterscheiden sie sich durch die Entwickelung der Rhizoiden, welche zu einem typischen Leitungssystem ausgebildet sind, durch die meistens grössere Athemöffnungen und die nicht so entwickelte Fähigkeit, die Lebensfunctionen zeitlich zu sistiren. Die Fruchtstände werden ebenso wie der Thallus meistens dauernd mit Wasser versorgt und sind also nicht auf Speicherung angewiesen.

Von den Hygrophilen unterscheiden sie sich durch weniger ausgeprägte Verdunstungssteigerung und schärfere Abgrenzung der Epidermis.

Hierhin gehören Marchantia palmata, nitida, geminata, Preissia commutata, Lunularia cruciata, Plagiochasma crenulatum, elongatum, Fimbriaria Stahliana und Blumeana, während Fimbriaria Lindenbergiana und Re-

boulia hemisphaerica einen Uebergang zu dem xerophyten Typus zeigen.

Wahrscheinlich gehört auch Exormotheca hieher, welche in einem Fall (44) mit Lunularia am selben Standort gesammelt wurde.

V. Hygrophiler Typus.

Sehr charakteristisch dürfte sein, dass die ursprüngliche Function der Epidermis verloren geht. Wo dies nicht deutlich der Fall ist, finden wir, wie am Thallus der Fegatella conica, starke Verdunstungssteigerung.

Das Rhizoidensystem und die Schuppen sind stark reducirt.

In mehreren Fällen, so bei Cyathodium und Marchantia chenopoda hat auch die geringe Beleuchtungsintensität umgestaltend eingewirkt.

VI. Sumpftypus.

Einerseits finden wir starke Verdunstungssteigerung, andererseits ein hoch entwickeltes Rhizoidensystem. Beides lässt sich zurückführen auf den sehr feuchten, aber offenen Standort. Hierzu gehört nur Marchantia polymorpha, die allerdings an sehr verschiedenen Standorten, so z. B. bisweilen mit Fegatella conica zusammen vorkommt. Typisch dürfte aber doch der sumpfige, besonnte Standort sein.

Auffällig ist, dass diese Typen sehr oft übereinstimmen mit den Gruppen des natürlichen Systems, so die Ricciaaceen, welche alle zum ersten und zweiten Typus gehören, die Astroporen, welche (Exormotheca wird bekanntlich von Solms-Laubach nicht mehr zu den Astroporen, sondern zu den Compositen gebracht) zusammen einen Typus bilden, die Operculaten, welche alle zum zweiten und vierten Typus gehören. Die Corsinioideen, woraus Leitgeb bekanntlich die anderen Gruppen der Marchantiaceae hervorgehen lässt, sind beide xerophyt. Wenn wir dies beachten, wird die Frage erweckt, ob wir nicht in dem Uebergang von der ephemeren zu der xerophyten Lebeweise die Ursache zu suchen haben für die Entstehung der Marchantiaceen aus den Ricciaceen Weiter ausgedehnten Untersuchungen würde es vielleicht gelingen, bei den Marchantiales die Entwickelung der verschiedenen Gruppen auseinander unmittelbar auf wechselnde Standortsverhältnisse zurückzuführen.

Dass mit dem Uebergang von der ephemeren zu der xerophyten Lebeweise die ursprünglich über die ganze Unterseite zerstreut ent-

springenden Rhizoiden localisirt wurden und aus der einen Reihe von Schuppen deren zwei hervorgingen, lässt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit auf die bekannte Zusammenfaltung, welche alle Xerophyten zeigen, zurückführen. Bekanntlich zeigt auch Oxymitra die Schuppen zweireihig angeordnet.

Jena, botanisches Institut, 17. Februar 1897.

Verzeichniss der benutzten Litteratur.

1. Askenasy, Ueber das Saftsteigen. Sonderabdruck der Verh. des Naturh.-Med. Vereins zu Heidelberg 1895.
2. — — Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens. Sonderabdruck der Verh. desselben Vereins 1896.
3. Dalmer, Ueber stärkereiche Chlorophyllkörner im Wassergewebe der Laubmoose. Flora 1891.
4. Goebel, Zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg II.
5. — — Die Muscineen. Schenk's Handbuch der Botanik. II. Bd.
6. — — Archegoniaten-Studien 5. Die Blattbildung der Lebermoose und ihre biologische Bedeutung. Flora 1893.
7. — — Epiphytische Farne und Muscineen. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. VII.
8. — — Javanische Lebermoose. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. IX.
9. — — Pflanzenbiologische Schilderungen. I. II. Marburg 1889—1893.
10. Gottsche, Lindenberg et Nees ab Esenbeck, Synopsis Hepaticarum Hamburg 1844.
11. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrbücher XVII.
12. — — Physiologische Function des Centralstranges im Laubmoosstämmchen. Berichte d. deutschen botanischen Gesellschaft 1883.
13. — — Ueber Wasserleitung im Laubmoosstämmchen. Ber. d. bot. Gesellsch., 1884.
14. — — Physiologische Pflanzenanatomie. 1. und 2. Auflage.
15. — — Ueber das Längenwachsthum und Geotropismus der Rhizoiden von Marchantia und Lunularia. Oesterr. bot. Zeitschrift 1889.
16. — — Ueber wassersecernirende und absorbirende Organe. Sitzungsber. der Wiener Akad. 1894 und 1895.
17. Karsten, Beiträge zur Kenntniss von Fegatella conica. Bot. Ztg. 1887.
18. Kienitz Gerloff, Ueber die Bedeutung der Paraphysen u. s. w. Bot. Zeitg. 1886.
19. Kny, Bau und Entwickelung der Riccieen. Pringsheim's Jahrb. V.
20. — — Bau und Entwickelung der Marchantia polymorpha. Botan. Wandtafeln.
21. Kny und Böttger, Ueber Durchwachsungen an den Wurzelhaaren der Marchantiaceae. Sitzungsber. d. botan. Vereins d. Prov. Brandenburg. XXI.
22. Kny und Zimmermann, Die Bedeutung der Spiralzellen von Nepenthes. Berichte d. deutschen bot. Gesellsch. 1885.

23. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. IV und VI.
24. — — Die Athemöffnungen der Marchantiaceen. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch., Febr. 1880.
25. — — Die Inflorescenzen der Marchantiaceen. Sitzungsber. d. k. Akad., 1880.
26. — — Ueber die Marchantiaceengattung Dumortiera. Flora 1880.
27. — — Wasserausscheidung aus dem Archegonständen von Corsinia. Flora 1885.
28. Limpricht, Laub- und Lebermoose. Kryptogamenflora von Schlesien, herausgegeben von Cohn.
28a. Lindenberg, Monographie der Riccieen. 1836.
29. Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora 1894.
30. Mattirolo, Contribuzione alle Biologia delle Epatiche. Malpighia Anno II.
31. — — Nuove Osservazioni sulla Reviviscenza delle Grimmaldia dichotoma Raddi. Radiconti della R. Academia Dei Lincei Vol. III. Roma 1894.
32. Noll, Ueber das Leuchten der Schizostega osmundacea. Arbeiten des Würzburger bot. Instituts III.
33. — — Ueber die Function der Zellstofffasern der Caulerpa prolifera. Arbeiten des Würzburger bot. Instituts III.
33a. Mirbel, Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha. 1831.
34. Oltmanns, Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die Wasservertheilung im Boden. Inaug.-Dissertation d. Universität Strassburg. Breslau 1884.
35. — — Zur Frage nach der Wasserleitung im Laubmoosstämmchen. Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. 1885.
36. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanzen. Abh. d. math.-phys. Klasse d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. XVIII.
37. — — Einleitende Betrachtungen zu einer Physiologie des Stoffwechsels und des Kraftwechsels in der Pflanze.
38. Ruge, Georg, Beiträge zur Kenntniss der Vegetationsorgane der Lebermoose. Inaug.-Dissertation d. Universität München. Flora 1893.
39. Russow, Zur Anatomie der Torfmoose. Herausgegeben v. d. Naturforscher-Gesellsch. Dorpat. 1887.
40. Sauter, Die Lebermoose des Herzogthums Salzburg. Flora 1871.
41. Scheit, Max, Beantwortung der Frage nach dem Luftgehalt des unverletzten Holzes. Jenenser Zeitschrift für Naturwissenschaft. XVIII.
42. — — Die Wasserbewegung im Holze. Botan. Zeitung 1884.
43. Schiffner, Ricciaceae und Marchantiaceae. Die natürlichen Pflanzenfamilien v. Engler und Prantl.
44. Solms Laubach, Ueber Exormotheca Mitten. Botan. Zeitung 1897.
45. Stenström, Ueber das Vorkommen derselben Arten in verschiedenen Klimaten an verschiedenen Standorten. Flora 1895.
46. Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standorts. Zeitschrift f. Naturwissenschaft XVI. Jena 1883.
47. — — Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XI.
48. — — Ueber bunte Laubblätter. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XIII.
49. — — Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeitg. 1894.

50. Strasburger, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in der Pflanze. Jena 1891.
51. Treub, Sur les urnes du Dischidia Rafflesiana Wall. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. III.
52. Vöchting, Ueber Regeneration der Marchantiaceen. Pringsheim's Jahrbücher. XVI.
53. Voigt, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Botan. Zeitung 1879.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I, II, III.

Fig. 1. Plagiochasma crenulatum. Zäpfchenrhizoiden gefärbt mit Methylviolet.
Fig. 2. Lunularia cruciata. Zäpfchenrhizoiden behandelt mit concentrirter Kalilauge.
Fig. 3. Fegatella conica. Querschnitt durch Zäpfchenrhizoiden.
Fig. 4. „ „ Junge Entwickelungsstadien der Rhizoiden.
Fig. 5. „ „ Wachsende Spitze eines Zäpfchenrhizoids.
Fig. 6. Marchantia palmata. Epidermis der Unterseite.
Fig. 7. Marchantia polymorpha. Seitliche Verwachsung der Zäpfchen.
Fig. 8. Preissia commutata. Querschnitt durch das Rhizoidenbündel der Thallusunterseite.
Fig. 9. Fegatella conica. Querschnitt durch das Rhizoidenbündel der Unterseite des Thallus.
Fig. 10. Dumortiera hirsuta. Querschnitt durch den Thallus.
Fig. 11. Cyathodium spec. Querschnitt durch den Thallus.
Fig. 12. Marchantia geminata. Querschnitt durch den Infloreseenzstiel.
Fig. 13. Fimbriaria spec. Querschnitt durch den Infloreseenzstiel.
Fig. 14. Fimbriaria Stahliana. Kanalförmige Athemöffnung turgescent.
Fig. 15. „ „ Dieselbe kanalförm. Athemöffnung plasmolysirt.
Fig. 16. „ „ Schliessring einer kanalförmigen Athemöffnung turgescent.
Fig. 17. „ „ Derselbe Ring plasmolysirt.
Fig. 18. Fegatella conica. Athemöffnung turgeseent.
Fig. 19. „ „ Dieselbe Athemöffnung plasmolysirt.
Fig. 20. Peltolepis grandis. Astropore Athemöffnung.
Fig. 21. Plagiochasma Aitonia. Einfache Athemöffnung vom Thallus.
Fig. 22. Fegatella conica. Einfache Athemöffnung vom Thallus und Verdunstungsapparat.
Fig. 23. Reboulia hemisphaerica. Einfache Athemöffnung.
Fig. 24. Targionia hypophylla. Einfache Athemöffnung.
Fig. 25. Marchantia palmata. Luftkammer vom Thallus.
Fig. 26. Preissia commutata. Stück einer Luftkammer.
Fig. 27. Plagiochasma Aitonia. Kanalförmige Athemöffnung der ♀-Infloreseenz.

Untersuchungen über die Samenentwickelung der Utricularieen.[1])

Von

M. Merz.

Hierzu 34 Textfiguren.

Die im Fruchtknoten liegende Centralplacenta ist von neben einander liegenden typisch anatropen Samenanlagen dicht besetzt. Der nicht gerade kurze, spindelförmige Embryosack — er variirt allerdings bei den verschiedenen Arten — ragt aus der Mikropyle etwas heraus, rundet sich mehr oder minder stark ab und wuchert als später zu beschreibendes Haustorium, den Eiapparat tragend, bei jeder Art unbedeutende Verschiedenheiten zeigend in ein in der Placenta gelegenes Nährgewebe hinein. Dieses Heraustreten des Embryosackes aus der Mikropyle und das dichte Anliegen an den Funiculus finden wir auch bei einigen Personaten, doch ist kaum irgend welche Uebereinstimmung zwischen diesen und Utricularia vorhanden. Der einzige Autor, der sich mit der Samenbildung von Utricularien befasst hat, Kamienski, (Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Utricularien, botanische Zeitung 1877, Seite 763 und 564) hat gerade die interessantesten Verhältnisse ganz übersehen. Seine Zeichnungen über Embryoentwickelung dürften im grossen Ganzen richtig sein, jedoch seine Behauptungen über Embryozelltheilung und Wachsthumsrichtung sind jedenfalls mehrfach unhaltbar. Bei den unten folgenden Betrachtungen wird solches klar und deutlich ersichtlich sein. Anfänglich ist die Embryozelltheilung eine normale, folgend den Gesetzen der embryonalen Zelltheilung. Späterhin jedoch erlischt die Zelltheilung früher an der Basis wie an der Spitze.

Eine Wurzelanlage ist nirgends zu finden. Der Embryoträger geht nach Abschnürung des haustorialen Embryosacktheiles zu Grunde, obwohl er in etwas älteren Stadien der Embryoentwickelung einer Theilung unterworfen ist.

---

1) Die Untersuchung wurde an dem von Prof. Goebel in Indien und Südamerika gesammelten Material unter Leitung desselben im hiesigen pflanzenphysiologischen Institut ausgeführt, wofür ich meinem verehrten Lehrer aufrichtigen Dank ausspreche. Ebenso benütze ich auch die Gelegenheit, um Herrn Dr. Raciborski, Assistent am pflanzenphysiologischen Institut für die rege Theilnahme, mit welcher er meinen botanischen Studien entgegenkam, herzlich zu danken.

Erwähnenswerth ist auch, dass die Embryomutterzelle sich anfänglich theilt, die entstandenen Nebenzellen 1—3 mal (bei verschiedenen Arten verschieden) durch Querwände, so dass der junge Embryo mit Träger anfänglich ein schlauchförmiges Gebilde darstellt.

Vorausschicken möchte ich nur noch, ehe ich zur speciellen Beschreibung der verschiedenen Arten schreite, sämmtliche Allgemeinheiten, die bei allen Arten sich vorfinden:

1. Fehlen eines Gefässbündels in der Samenanlage, indem diese in der Placenta verlaufend enden.
2. Ausbauchung des oberen und unteren Embryosacktheiles zu einem Haustorium mit den immer auffallenden, enorm grossen differenzirten Endospermkernen, welche frei liegen, während die mittlere Zone des Embryosackes einer Endospermzelltheilung unterworfen ist.
3. Das in der Placenta, hauptsächlich stark um den Eiapparat entwickelte Drüsen- oder Nährgewebe, das gegen die innere Placenta umgeben von einer Schichte langgestreckter, gleichheitlicher Zellen in gewöhnliche Parenchymzellen übergeht.
4. Ausbildung von mehr oder weniger inhaltsreichen Zellen an Stelle der Chalaza, welche der oberen Embryosackausbuchtung ebenfalls als Nährgewebe dienen.
5. Fehlen eines Nucellus, der zwar in ganz jungen Stadien ausgebildet, jedoch bei Entwickelung des Embryosackes verdrängt wird.
6. Normaler Befruchtungsvorgang, nur macht, wie unten vermerkt, Utricularia purpurea eine Ausnahme.
7. Ueberall wiederkehrende gleiche Keimtheilung und Samenentwickelung.
8. Ausbildung nur eines Integuments.
9. Bildung der Testa aus einer Zellschicht des Integuments.
10. Gänzliches Fehlen von Endosperm in reifen Samen, während in den ersten Stadien der Samenentwickelung solches mehr oder weniger stark ausgebildet wird.

Im Folgenden werde ich nur ein paar Arten einer vollkommenen Beschreibung unterziehen, während ich mich bei allen übrigen neben Hervorhebung einzelner kleiner Abweichungen oder Auffälligkeiten auf die Figurenerklärung beschränke.

1. Utricularia inflata.

Es war mir hier möglich, beinahe alle Entwickelungsstadien zu verfolgen.

Wie aus nebenstehenden Figuren ersichtlich ist, geht die Ausbildung des Embryosackes und die Bildung des Eiapparates normal vor sich. Das Nährgewebe des Embryosackes ist in den jüngsten Stadien der Entwickelung schon zu beobachten. Die Zellen dieses Gewebes (*Dr* Fig. 2) zeichnen sich durch grossen Gehalt eiweissreicher Stoffe aus, besitzen grosse, lichtbrechende Kerne — in manchen Zellen, besonders älterer Stadien sind zwei und mehr zu beobachten — und differenziren sich von den umliegenden Parenchymzellen durch eine ziemlich dicke, jedoch weiche Zellmembran. Der Embryosack dringt als

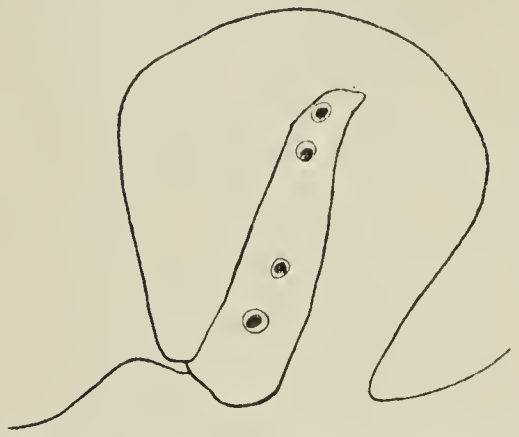


Fig. 1. Utric. inflata. Regelmässige Entwickelung des Embryosackes; Nucellus verdrängt. Vergr. 375/1.

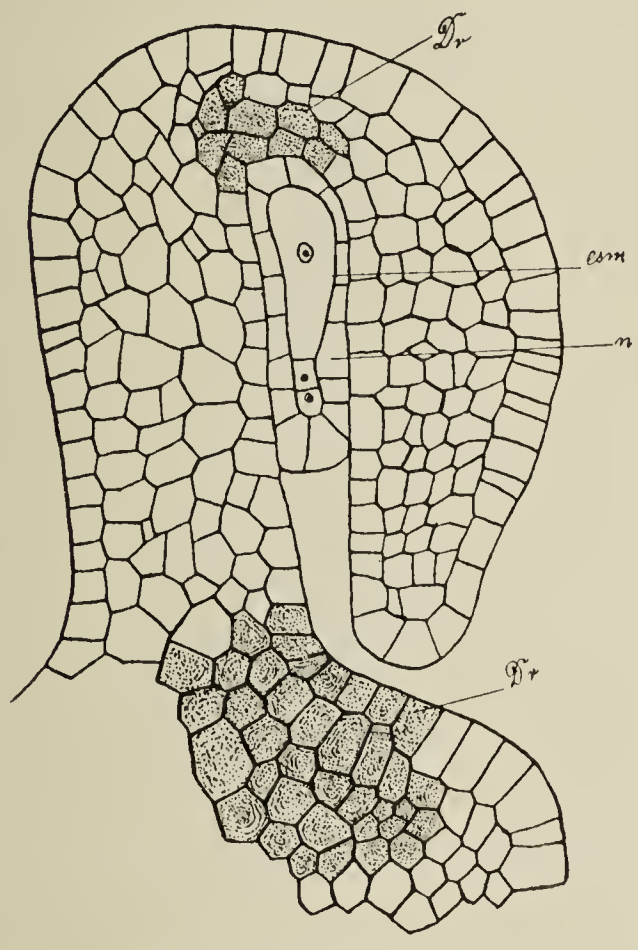


Fig. 2. Embryosackentwickelung von Utric. inflata. *Dr* = Nährgewebe; *esm* = Embryosackmutterzelle; *n* = Nucellus. Vergr. 500/1.

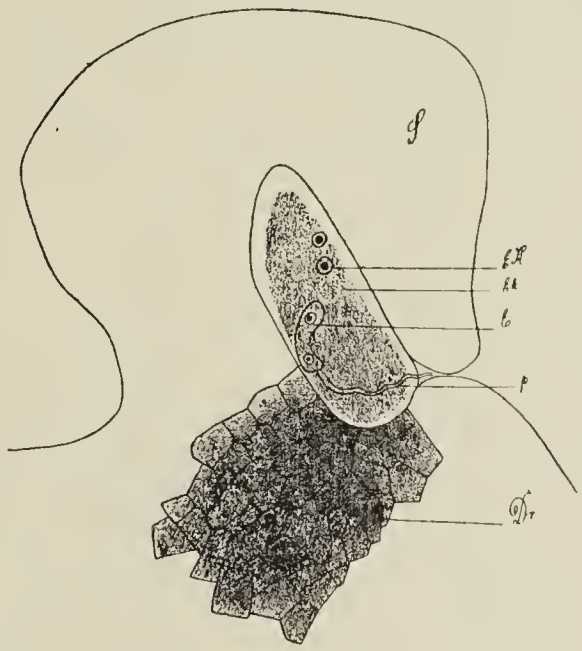


Fig. 3. Längsschnitt und Samenanlage von Utric. inflata. *S* = Integument; *EK* = Endospermkerne; *Ek* = Embryosack; *p* = Pollenschlauch; *E* = junger Embryo; *Dr* = Nährgewebe. Vergr. 330/1.

Saugorgan sich immer mehr ausbauchend in dieses der Placenta angehörige, parenchymatische Nährgewebe ein und entzieht ihm seine Nährstoffe zum Aufbau seiner Elemente. Es fliesst dem Embryosack aber nicht nur von dieser Seite Nahrung zu, sondern es dienen auch die in der Antipodengegend liegenden, den eben geschilderten

Nährzellen ähnlichen Zellen zu seiner Unterhaltung. Diese Zellen unterscheiden sich auffallend von den übrigen des Integuments. Es erweitert sich auch hier der Embryosack zu einem ausgedehnten Haustorium. Dass er nun beiderseits gleichsam haustorialer Natur ist, ist sehr deutlich an älteren Stadien zu erkennen. Die Zellmembranen werden aufgelöst und es wird das Nährgewebe allmählich — Uebergänge sind deutlich zu sehen — bis auf einen kleinen Kranz von mehrere Zellkerne enthaltenden Zellen aufgebraucht. Von der Wandung des Embryosackes ist späterhin nichts mehr zu sehen, obwohl sie noch vorhanden, was bei Aufhellung mit Kalilauge deutlich hervorging. Wir sehen im Haustorium meist zwei auffallend grosse Endospermkerne, verschieden an Gestalt, meist gelappt oder stark eingebuchtet, welche stark lichtbrechend sind. Auch finden wir noch verschiedene kleine Kerne,

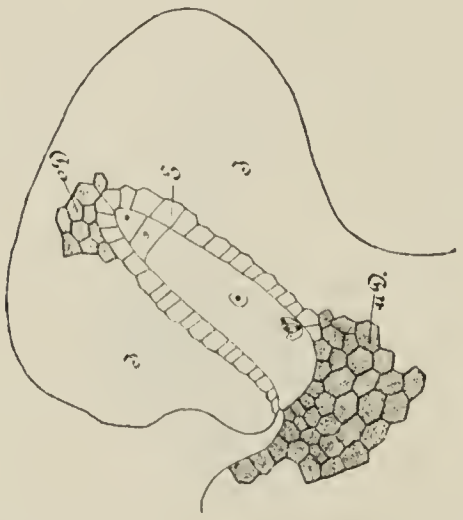


Fig. 4. Längsschnitt des Embryosackes mit den beiden Drüsengeweben. *E* = Epithelzellen; *oD* = oberes Drüsengewebe; *uD* = unteres Drüsengewebe; *I* = Integument. 250/1.

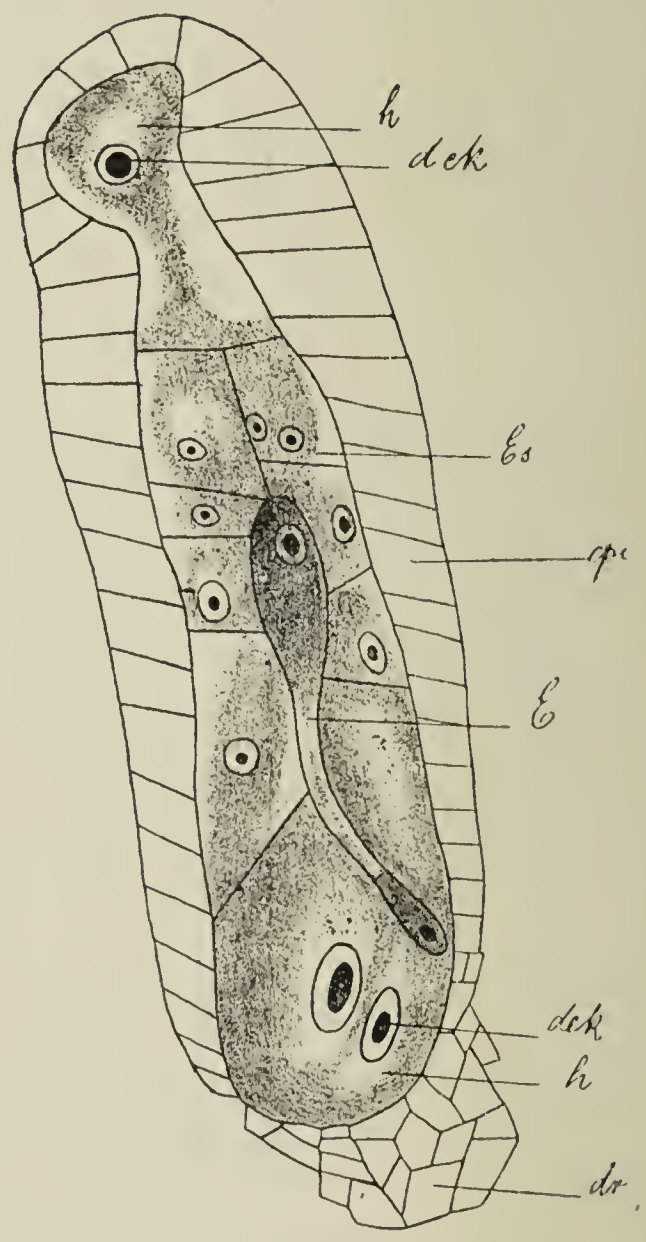


Fig. 5. Längsschnitt des Embryosackes von Utric. inflata. *h* = Haustorium; *dr* = Drüsengewebe; *dek* = differenzirte Endospermkerne; *E* = Embryo; *epi* = Epithelzellen; *Es* = Endosperm. 250/1.

welche theilweise vielleicht als Fragmente dieser grossen Kerne zu betrachten sind, oder aus den Zellen des Nährgewebes stammen, nach deren Auflösung sie auf der Wandung des Saugapparates liegen. Erwähnenswerth ist auch, dass die Nucleolen der Zellkerne des Drüsengewebes meist in mehrere zerfallen, ich konnte oft 4—6 zählen.

Der Befruchtungsvorgang ist im grossen Ganzen als normal zu bezeichnen. Der Pollenschlauch umwächst die Samenanlage (was ich allerdings nicht hier, jedoch sehr deutlich bei Utricularia bifida sah), dringt durch die Mikropyle direct an den Embryosack, umwuchert

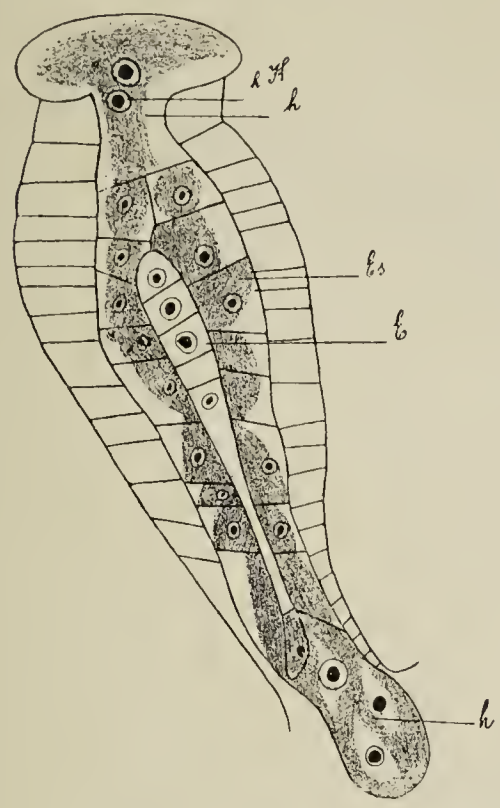


Fig. 6. Embryosacklängsschnitt. *E* = Embryo; *Es* = Endosperm; *hK* = Haustoriumskern; *h* = zu einem Haustorium ausgebuchteter Emryosacktheil. 250/1.

Fig. 7. Embryolängsschnitt von Utric. inflata.

Fig. 8.

diesen ganz verschieden, er wurde sogar in der Antipodengegend gesehen und dringt endlich zu dem etwas seitlich in einer Ausbuchtung gelegenen Eiapparat. Hier legt er sich an die Gehilfinnen oder direct an die Eizelle fest haftend an. Die Synergiden erfüllen sich mit einer stark lichtbrechenden Substanz, schwellen stark an, gehen jedoch bald zu Grunde. Um genau den Befruchtungsvorgang zu beschreiben, dürfte dieses Material nicht günstig sein; jedoch man sieht öfters die zwei Kerne in der befruchteten Eizelle. Nun wächst der noch schlauchförmige, einzellige Embryo zwischen die unterdessen gebildeten Endospermzellen hinein; sein Kern theilt sich, der eine Kern wandert an das Kopfende, während der andere am basalen Ende zurückbleibt. Die Basis des Embryo wird bald durch eine Querwand von der oberen schlauchförmigen Embryozelle getrennt, Fig. 5. Die Embryomutterzelle theilt sich

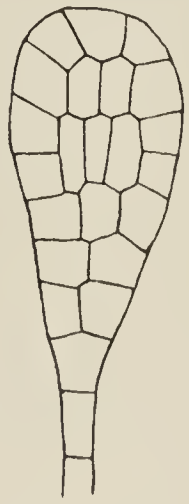


Fig. 9. Längsschnitt eines jungen Embryo von Utric. infl. 250/1.

nun mehrere Male durch Querwände, so dass wir jetzt einen 5- bis 7 zelligen, schlauchförmigen Embryo vor uns haben, von dem die an der Ansatzstelle abgeschnürte Zelle und die lange schlauchförmige den Embryoträger darstellen, die übrigen 4—5 Zellen von jetzt ab

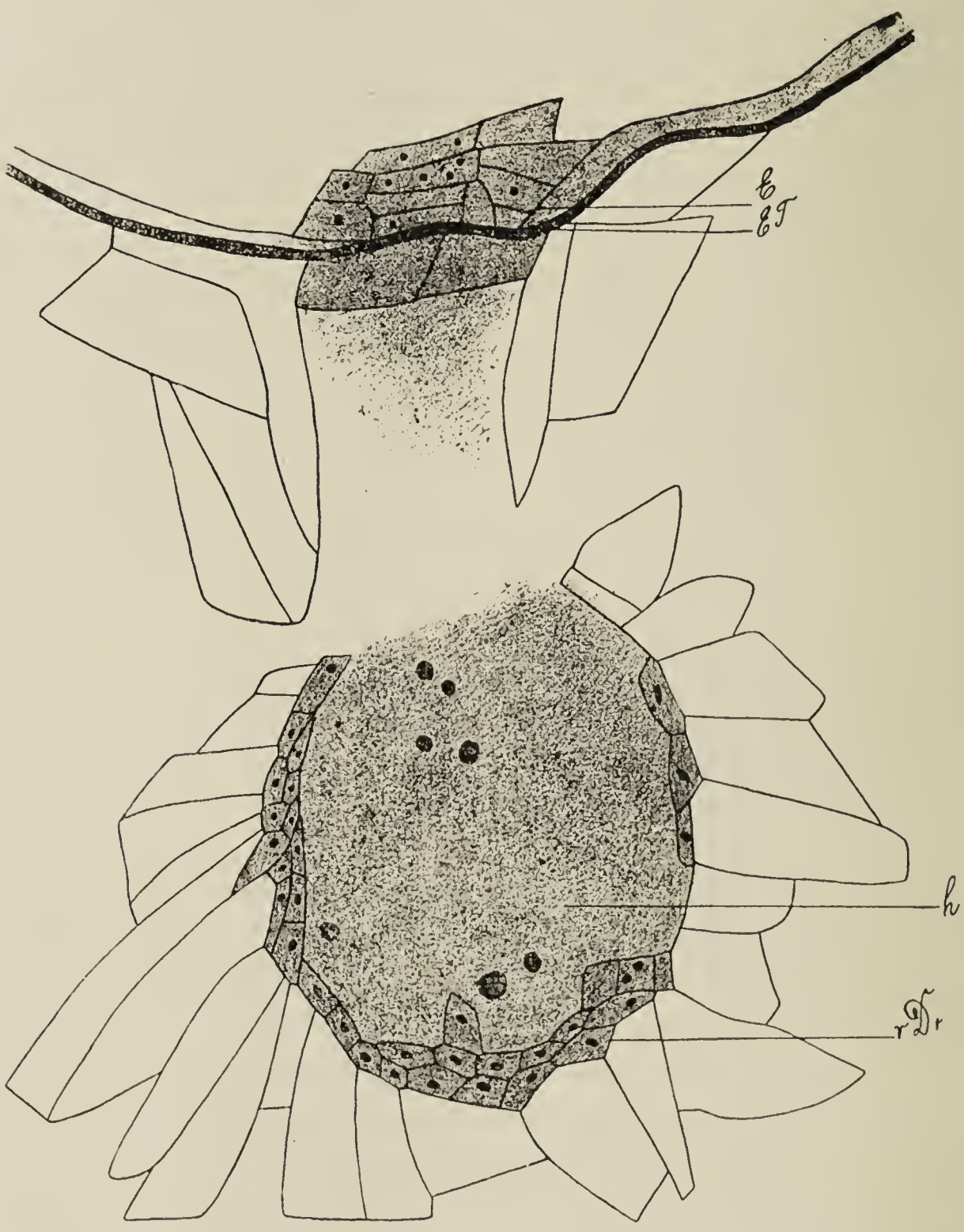


Fig. 10. Längsschnitt durch die Abtrennungszone des Samens von der Placenta. *E* = Endosperm; *ET* = Endosperm zur Testabildung verwendet; *Dr* = Drüsengewebe; *rDr* = zurückgebliebenes Drüsengewebe.

als eigentlicher Embryo zu betrachten sind, Fig. 6, 7, 8. Weiterhin können wir genau die gesetzmässige Embryozelltheilung verfolgen; der Quadrantentheilung folgt die Octantentheilung, daran schliesst sich Dermatogenbildung und schon in noch ziemlich jungen Stadien, wie

auch noch in den ältesten können wir periclinische und anticlinische Zellordnung erkennen, wenn auch die Zelltheilung später eine etwas unregelmässigere wird. Ueberhaupt nimmt die Zelltheilung von der Vegetationsspitze gegen die Basis hin parallel mit dem Alter des Embryo stetig ab, in den ältesten Stadien ist nur mehr die Vegetationsspitze einer Zelltheilung unterworfen und es werden von hier aus als vorläufiges Endprodukt die Protuberanzen angelegt.

Nun erübrigt uns auch noch auf die Ausbildung des Endosperms einiges Augenmerk zu lenken, sowie noch andere Beobachtungen über die Ausbildung des Samens daran zu knüpfen.

Nach der Befruchtung theilt sich der secundäre Embryosackkern, diese beiden Kerne bilden die Grundlage zur Bildung des Endosperms. Diese beiden Endospermkerne theilen sich nun mehrmals sehr rasch. Es wandern je zwei in die beiden haustorialen Embryosacktheile. Man kann hier von einer Differenzirung der Kerne sprechen, denn alle übrigen Endospermkerne umgeben sich mit Protoplasma und einer Zellmembran, d. h. die mittlere Embryosackzone erleidet eine Endospermzelltheilung, während die beiden haustorialen Enden einer solchen nicht unterworfen sind. Das Endosperm wird zum Aufbau des Embryo gänzlich verbraucht und es ist in reifen Samen (mit ausgebildeter, für jede Art charakteristischer Testa) bis auf eine dünne den Embryo umgebende Membran verdrängt.

Nun hat das Endosperm auch noch andere Functionen als Lebensaufgabe. Einerseits verursacht es Abschnürung des haustorialen Embryosackes und der Reste des Drüsengewebes, indem seine Zellen hier an der Abschnürungsstelle Verkorkung zeigen, andrerseits nimmt es Antheil an der Ausbildung der Testa. Die Zellen des hier liegenden Endosperms unterscheiden sich von den anderen durch ihre rechteckige Gestalt und ihre Verkorkung, denn bei Behandlung mit verdünnter H_2SO_4 wurde alles übrige diese Partie umgebende gelöst, während diese kaum eine Veränderung zeigte und besonders ein Streifen fiel durch stärkere Verdickung auf, Fig. 10. Aber nicht bloss hier besitzt das Endosperm die Aufgabe der Abschnürung, sondern auch die Trennung des oberen haustorialen Embryosacktheiles wird durch die dort gelegene Endospermzone verursacht, welch letztere ebenfalls schwache Verkorkung zeigt. Das obere abgeschnürte Haustorium bleibt im Gegensatz zum unteren jedoch innerhalb der Testa, während dieses in der Placenta noch einige Zeit nach der Abschnürung zu beobachten ist.

Wir finden nur ein Integument vor und die Testa geht aus einer

Zellschichte hervor, während alles Uebrige verdrängt wird, und zwar aus der Epidermis.

Auffallend durch regelmässige Anordnung und grösserem Gehalte an plasmatischen Stoffen ist die zunächst am Embryosack liegende Zellreihe des Integuments, welche auch sonst bei Sympetalen vielfach vorkommt und nach Goebel epithelähnlich oder als Tapete bezeichnet werden können.

2. Utricularia purpurea.

Da Utricularia purpurea dieselben charakteristischen Eigenschaften aufweist, so möchte ich die ganze Beschreibung nur auf eine Figurenerklärung beschränken.

Fig. 11. Längsschnitt und Samenanlage von Utric. purpurea. *t* = Stück des Pollenschlauches; *o* = Eizelle. 250/1.

Fig. 12. Wucherung des Pollenschlauches bei Utr. purpurea. *t* = Pollenschlauch. *o* = Eizelle. 500/1.

Fig. 11—12 normaler Gang des Pollenschlauches, wie wir ihn bei Utricularia inflata beschrieben.

Fig. 13. Embryo im Wachsthum begriffen. Endospermzelltheilung ist schon vor sich gegangen, ebenso sind die differenzirten Endospermkerne in den Haustorien *h* zu sehen.

Nun scheint hier die Befruchtung noch auf eine andere Art stattzufinden.

Man sieht den Pollenschlauch in allen Richtungen die Samenanlage durchwuchern, wie er sowohl seitlich, wie oberhalb der Antipodengegend in jene eindringt, um zum Embryosack zu gelangen. Man kann in diesem Falle von einer Art Chalazogamie sprechen und es scheint diese im Pflanzenleben nicht gerade selten zu sein. Es wäre bei dieser Art lohnend, den ganzen Wachsthumsgang des Pollenschlauches zu verfolgen, wozu mir das Material mangelte und es wären wohl auch frische Fruchtknoten hiezu nöthig. Reste des Pollenschlauches sind noch längere Zeit nach der Befruchtung in der Samenanlage zu sehen.

Von Wichtigkeit wäre nun, diese Art von Befruchtung auch an anderen Arten zu finden, was mir nicht gelang.

In Fig. 13 ist nebenbei noch das Nährgewebe in der Antipodengegend durch einen sehr schiefen Schnitt wiedergegeben.

Interessant ist auch die Anlage schleimabsondernder Drüsenhaare im Griffelkanal. Es sind einzellige Wucherungen der die Griffelhöhlung

zunächst umschliessenden Zellen, sie erzeugen viel Schleim, welcher dem Pollenschlauch seinen Weg durch den Griffel erleichtert.

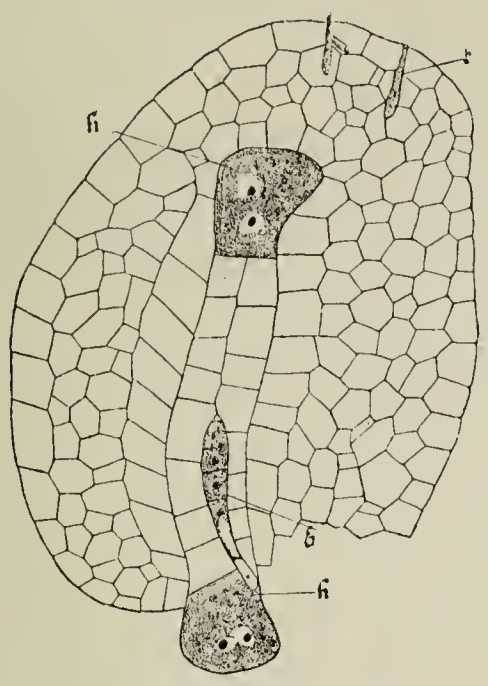


Fig. 13. Utric. purpurea. Pollenschlauchwucherungen in der Samenanlage, d. h. in diesem Falle Ueberreste des Pollenschlauches, indem die Befruchtung schon stattgefunden. *h* = Haustorium; *E* = Embryo; *t* = Pollenschlauch. 250/1.

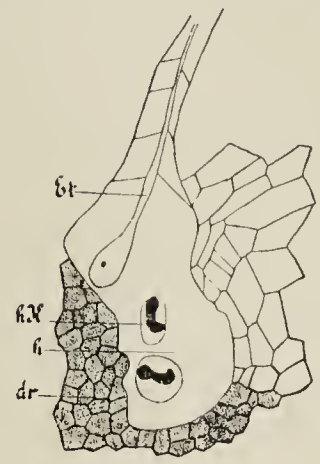


Fig. 14. Utric. purpurea. Längsschnitt des unteren Embryosacktheiles. *dr* = Drüsengewebe; *h* = Haustorium; *hK* = eigenthümlich geformte Haustoriumskerne; *Et* = Embryoträger. 190/1.

3. Utricularia stellaris.

Eine auffallende Verschiedenheit gegenüber Utricularia inflata in der Ausbildung irgend eines Elementes ist hier nicht zu finden und es kann daher einfache Figurenerklärung genügen.

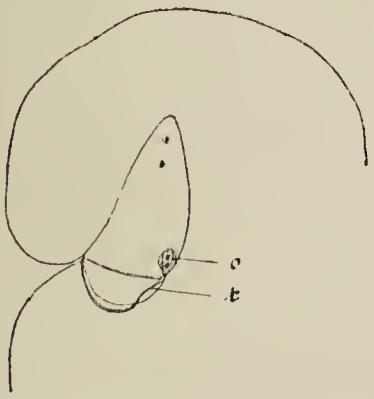


Fig. 15. Utric. stellaris. Befruchtungsvorgang mit Wachsthum des Pollenschlauches *t*. *o* = schon befruchtete Eizelle, die beiden Eizellkerne sichtbar. 250/1.

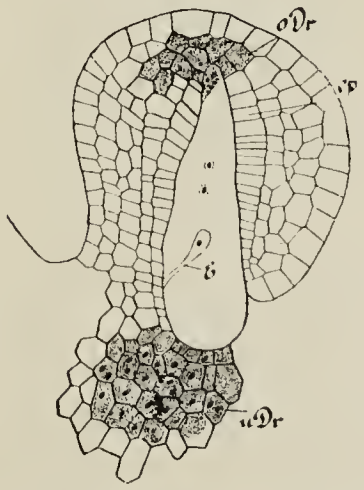


Fig. 16. Utric. stellaris. Ein etwas schiefer Schnitt durch den Embryosack. *E* = junger Embryo; *ep* = Epithelzellen; *oDr* = oberes Drüsengewebe; *uDr* = unteres Drüsengewebe. 250/1.

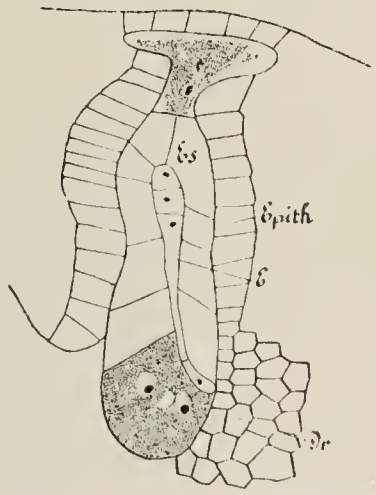


Fig. 17. Utric. stellaris. Embryosacklängsschnitt. *Epith* = Epithelzellen; *E* = Embryo; *Es* = Endosperm; *Dr* = Drüsengewebe, das Antipodenhaustorium ist besonders deutlich. 250/1.

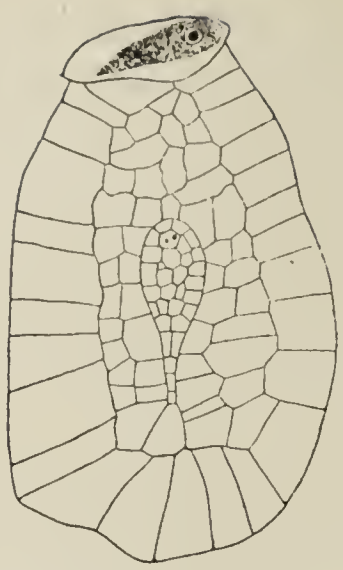


Fig. 18. Utric. stellaris. In Auflösung begriffenes Endosperm und abgeschnürtes oberes Haustorium mit den noch lange sichtbaren Kernen. 190/1.

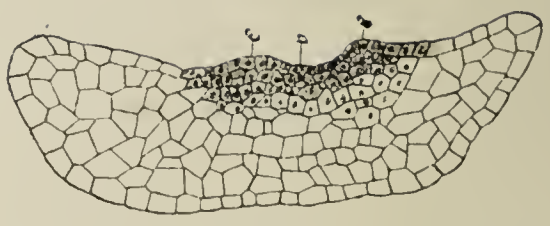


Fig. 19. Utric. stellaris. Embryo ohne Wurzelanlage. v = Vegetationspitze; C = Cotyledonen.

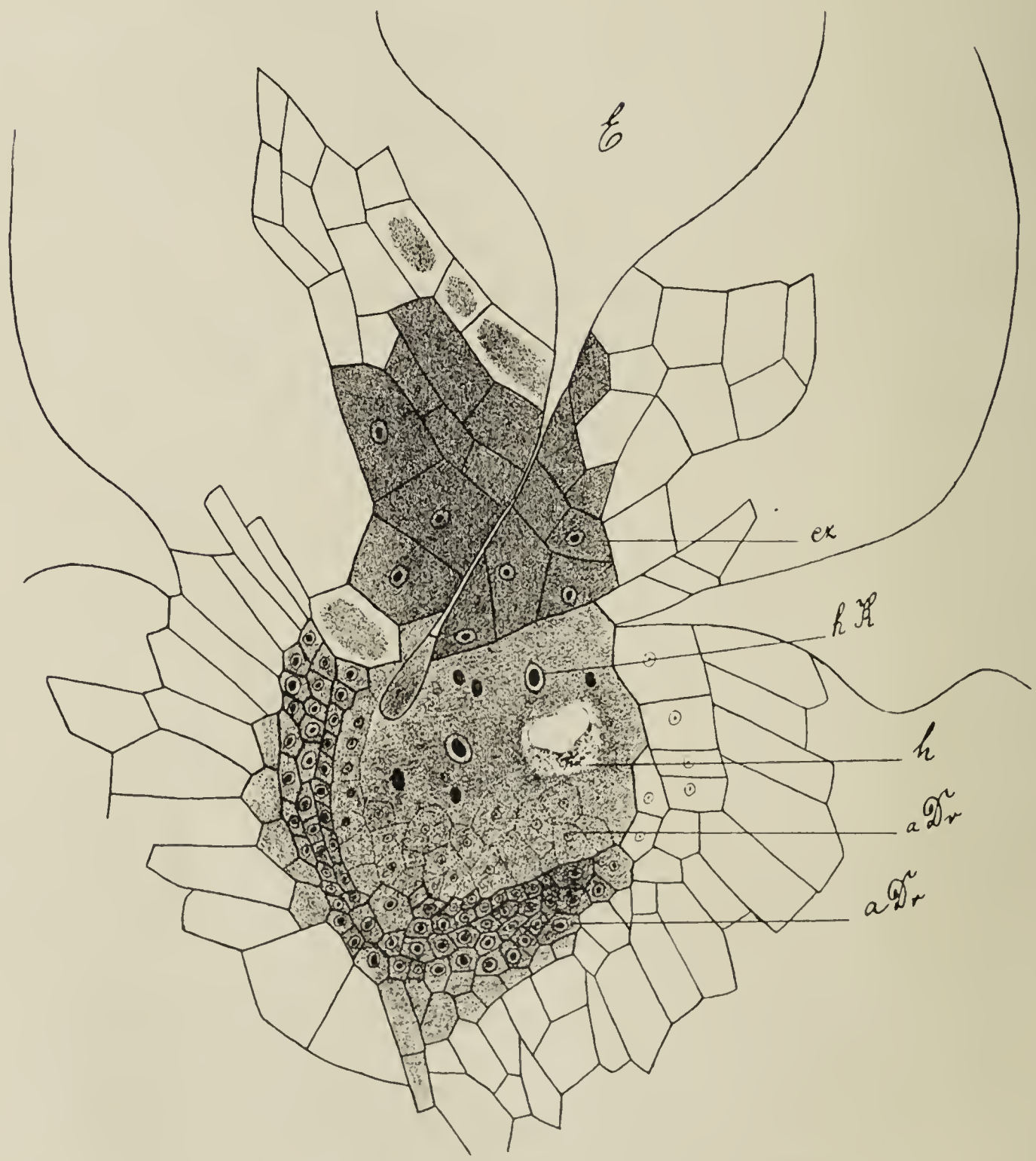


Fig. 20. Utric. stellaris. aDr = In Auflösung begriffenes Drüsengewebe; ez = Endosperm als Scheidezone; h = Haustorium; hK = Haustoriumskern.

4. Utricularia inflexa.

Auch hier kann trotz einigem Mangel an Material der normale den Utricularien eigenthümliche Aufbau des Samens erkannt werden. Fig. 21.

Trotzdem kann ich nicht umhin, in Betreff der Zellkerne der verschiedenen Elemente einige Beobachtungen wiederzugeben. Die Verschiedenheit der Kerne scheint von der Function ihrer Elemente abzuhängen.

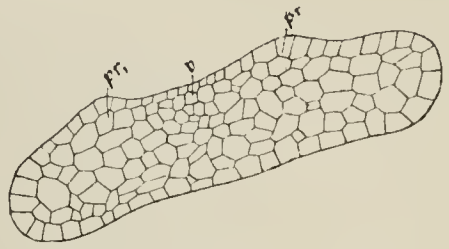


Fig. 21. Utric. inflexa. Embryo. v = Vegetationsspitze; pr = Primordialblätter.

Die Zellkerne des Embryos sind sehr gross und besitzen etwas kleinere Nucleolen, die des Endosperms stehen an Grösse den vorigen wenig nach, zeigen bedeutend grössere Nucleolen, diejenigen des Integuments sind klein und führen kleine Nucleolen, ferner sind die differenzirten Endospermkerne auffallend gross und haben sehr grosse, oft mehrere, Nucleolen und endlich ein von allen verschiedenes Aussehen repräsentiren die Nährgewebe-Zellkerne.

5. Utricularia oligosperma.

Auch bei dieser Art finden wir gegenüber den Beschriebenen keinen erheblichen Unterschied in Anordnung der Elemente und Aufbau des Samens. Doch müssen hier einzelne Abweichungen hervorgehoben werden.

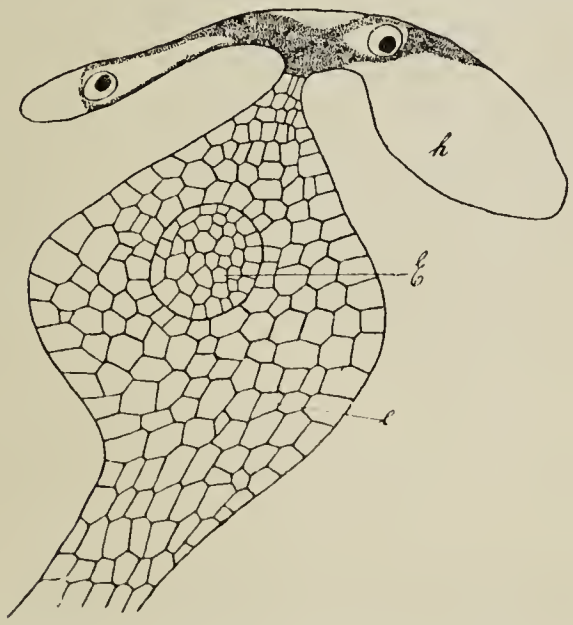


Fig. 22. Utric. oligosperma (schiefer Längsschnitt). Embryosack. h = Antipodenhaustorium mit den eigenthümlichen Kernen; E = Embryo; e = Endosperm. 250/1.

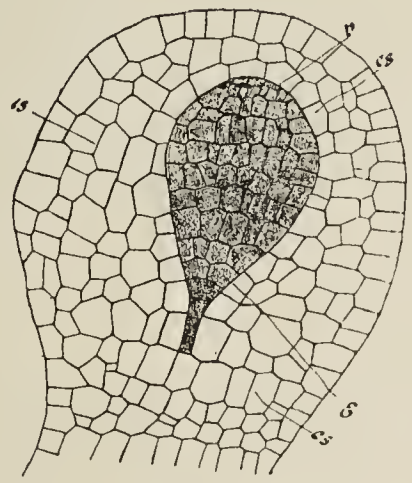


Fig. 23. Utric. oligosperma. E = Embryo; es = Endosperm; v = Vegetationspitze. 250/1.

Der junge Embryo ist anfänglich ein ganz engschlauchförmiges

Gebilde, wie ich ihn bei anderen Arten bisher nicht beobachtete und der Samen ist sehr flach und stark geflügelt.

Die Endospermbildung nimmt in den ersten Stadien der Embryoentwickelung enorm zu, um späterhin wieder ebenso rasch aufgebraucht zu werden. Fig. 22 und 23.

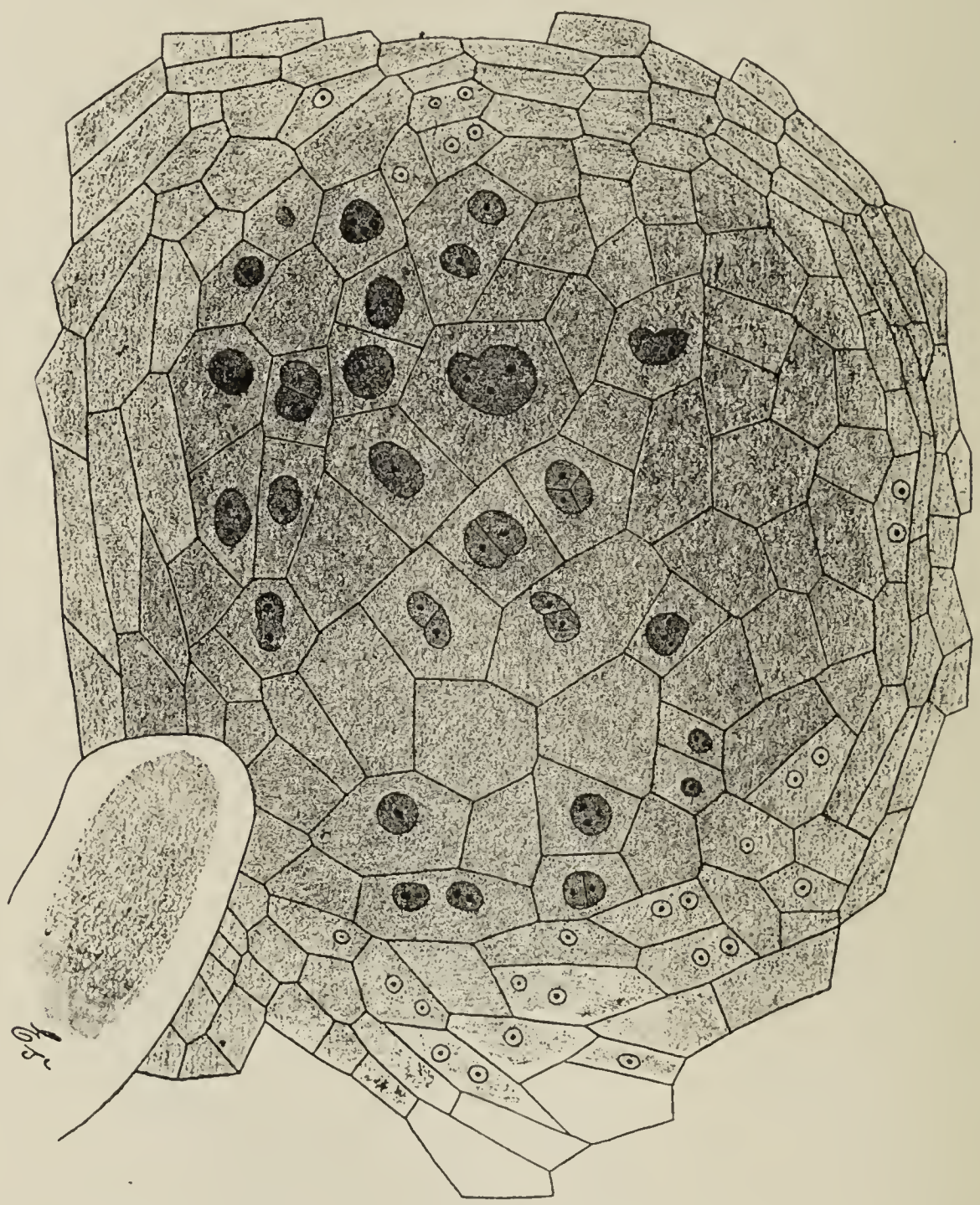


Fig. 24. Utric. oligosperma. Ein Längsschnitt durch das Drüsengewebe. *Es* = Embryosack. 250/1.

Ganz immense Ausdehnungen nehmen die haustorialen Embryosacktheile an, wie sie bisher bei anderen Arten nicht gesehen wurden. Ebenso ist das Placenta-Nährgewebe entgegen allen anderen Species kolossal üppig entwickelt mit Zellkernen verschiedenster Form und es scheint sowohl aus ihrer gelappten Form, wie auch ihren häufigen Einschnürungen hervorzugehen, dass, da in

manchen Zellen zwei Kerne sich befinden, hier directe Kerntheilung stattfindet, Fig. 24.

6. Utricularia elachista.

Auch an den Samen der kleinen kleistogamen Blüthen von Utricularia elachista ist der normale typische Aufbau der Utricularia-Embryonen zu erkennen.

7. Utricularia neotioides.

Von dieser Art standen mir nur ganz reife Samen als Untersuchungsmaterial zur Verfügung.

Ein wesentlicher Unterschied konnte auch hier nicht bemerkt werden.

Die Testa zeigt nichts Auffälliges und führt ebenfalls gequollenen Schleim enthaltende Epidermiszellen.

8. Utricularia affinis.

Auch diese Untersuchung bewahrheitete wiederum den normalen gleichmässigen Aufbau der Utricularia-Samen.

9. Utricularia bifida.

Das Untersuchungsmaterial stammte aus dem Kgl. bot. Garten zu München.

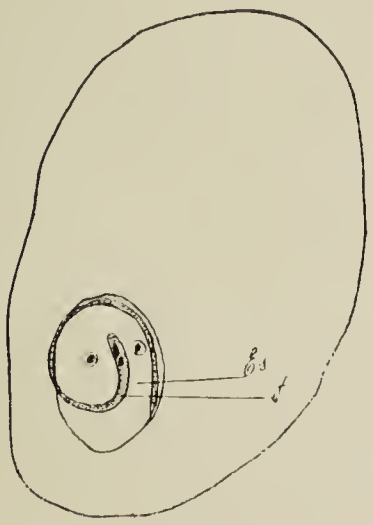


Fig. 25. Utric. bifida. Embryosack = *Es* quer getroffen, Pollenschlauch = *t* um denselben herumwachsend.

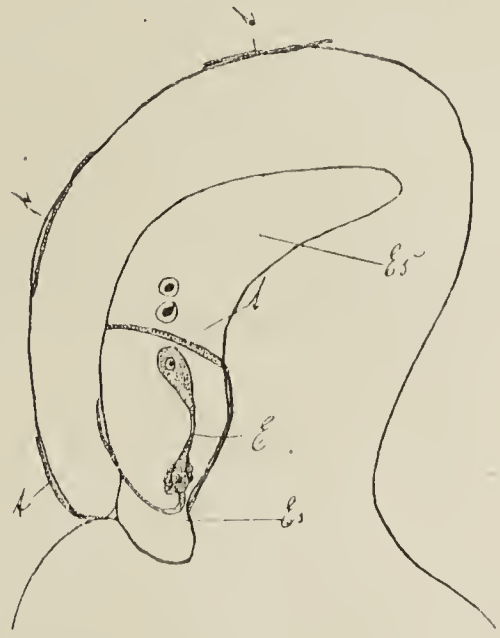


Fig. 26. Utric. bifida. 500/1. Längsschnitt der Samenanlage. Wachsthum des Pollenschlauches = *t*, Herunterwachsen an der Samenanlage, Eindringen desselben durch die Mikropyle. *E* = junger Embryo. *Es* = Embryosack.

Die Untersuchungen ergaben betreff Aufbau des Samens und Anlage der verschiedenen Elemente durchaus nichts abweichendes,

nur dürfte erwähnt werden, dass durch ein seitliches Wachsthum des Embryosackes der Same in eine rechteckige Lage zu seiner Ansatzstelle kommt. Hier war es auch möglich, dass ich an frischem Material das Wachsthum des Pollenschlauches verfolgen konnte. Das Drüsengewebe der ziemlich kleinen Samenanlagen ist verhältnissmässig schwach entwickelt.

Ich beschränke mich auch hier wiederum auf Figurenerklärung.

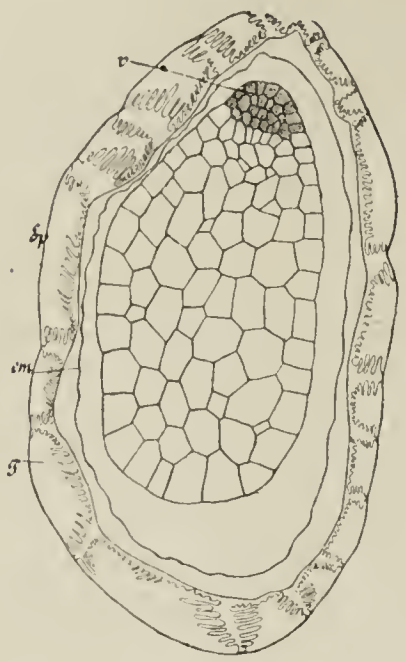


Fig. 27. Utric. bifida. 250/1. T = Testa; *em* = Endospermüberreste; v = Vegetationsspitze. Abbildung eines beinahe reifen Samens im ziemlich medianen Längsschnitt mit Berücksichtigung der Samenschale, welche der von Utric. affinis — wie auch im ganzen anatomischen Aufbau — sehr ähnlich ist, doch stärkere Verdickungen aufweist. Die viel Schleim führenden Epidermiszellen sind stark gequollen.

10. Utricularie exoleta.

Es ist diese Art dadurch von den beschriebenen Arten verschieden, dass der Embryo infolge einseitigen Wachsthums (Fig. 29 und 31) des Embryosackes in eine rechtwinkelige Lage zu seiner Ansatzstelle gelangt und nur zwei Cotyledonen anlegt (Goebel, Morphol. und biol. Studien, Ann. du jardin botanique de Buitenzorg). In der Samenentwickelungsgeschichte und Anlage der übrigen Elemente zeigt sich wenig abweichendes. Auffallend ist hier das Integument ausgebildet. Es besteht aus einem

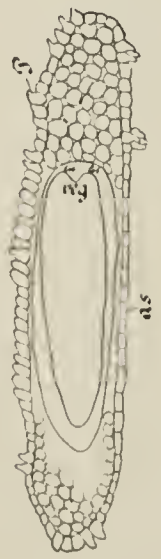


Fig. 28. Utric. exoleta. *veg* = Vegetationsspitze; *Cot* = Cotyleden; *P* = Papillen; *as* = Ansatzstelle der Samenanlage-Abschnürung vom Haustorium.

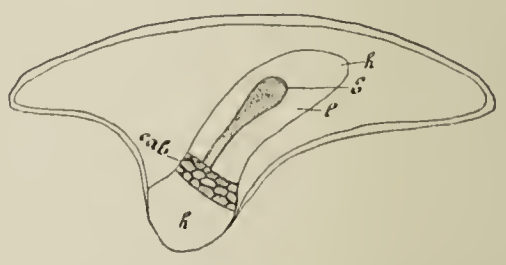


Fig. 29. Utric. exoleta. Schematisirte Samenanlage. Seitliches Wachsthum des Embryos veranschaulichend. h = Haustorium; *eab* = abschnürendes Endosperm; e = Endosperm; E = Embryo.

lockeren, viele Intercellularen führendem Zellgewebe, welches viel Schleim enthält, besonders die Epidermiszellen.

Abbildung 30 zeigt die Vegetationsspitze des Embryo, welche nur mehr allein im Theilungsstadium begriffen ist.

Zeichnung 28 veranschaulicht uns einen beinahe reifen Samen mit eigenartig ausgebildeter Schale, deren Epidermiszellen häufig zu Schleim absondernden Papillen *P* umgebildet sind. Auch sind die beiden Cotyledonen *Cot* und die eingesenkte Vegetationsspitze ersichtlich. Weiterhin sehen wir noch in Fig. 6 die obere Embryohälfte etwas schief getroffen mit den Cotyledonen *C* und Vegetationsspitze *V*.

Fig. 30.
Utric. exoleta.
100/1.
Längsschnitt eines noch nicht reifen Samens. *v* = Vegetationspunkt.

An diese zehn Untersuchungen reihen sich noch mehrere Arten, welche ich in gleicher Weise durchmusterte. Es stammte dieses Material hauptsächlich aus Java und dem botanischen Garten von Buitenzorg, welches zu schicken Herr Dr. Hallier die grosse Liebenswürdigkeit besass.

Bei allen Forschungen konnte ich nur finden, dass zwar alle Arten Verschiedenheiten zeigen — besonders ist die Samenschale verschiedenartig ausgebildet, jedoch was den Aufbau des Samens und die Anlage der übrigen Elemente betrifft in allem — Lageverhältnisse ausgenommen — übereinstimmen. Es darf auch die Anlage der Protuberanzen als allgemeine Eigenschaft betrachtet werden, da sie überall auf gleiche Weise geschieht und die Zahl derselben ist specifisch für die betreffende Species.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass unsere wenigen einheimischen Utricularien in Allen den nämlichen Gesetzen und Anordnungen unterworfen sind. Der gesetzmässige typische Aufbau des Embryo von Utricularia vulgaris ist deutlich zu erkennen aus den Zeichnungen Kamienski's, Botanische Zeitung 1877, Tafel XIV, Fig. 5, 6, 7, 10. Der Aufbau erfolgt nicht nach der dort angeführten Zelltheilung und Wachsthumsrichtung. Ich möchte hier auch noch Goebel's Bemerkung hierüber in seinen morphologischen und biologischen Studien in den Annalen von Buitenzorg daran knüpfen: Wenn Kamienski bezüglich der Embryoentwickelung anführt, dass (auf Grund der Zelltheilungsfolgen) die Wachsthumsrichtung eine andere sei, als bei den Embryonen von Capsella bursa pastoris, weil

der Vegetationspunkt mit den Blattanlagen von der Seite des Embryo, aber nicht aus dem Scheitel entwickelt werde, so ist die Anschauung nach den jetzigen Ansichten der Zelltheilungfolgen wohl kaum mehr

Fig. 31. Utric. exoleta. Ungefähr 250/1. Der Embryo bildet zu seiner Ansatzstelle in der jetzigen Lage einen rechten Winkel. *E* = Embryo; *e* = Endosperm; *Et* = Embryoträger; *h* = Haustorium; *eab* = abschnürende Endospermzone; *v* = Vegetationsspitze; *Dr* = Drüsengewebe.

haltbar, jedenfalls werden wir dieser Differenz keine weitere Bedeutung zumessen, ganz ähnliche Verschiedenheiten finden sich z. B. bei der Anlegung der Vegetationsspitze der Farnprothallien am Keimfaden.

Die ähnliche Beschaffenheit und Anlage des Embryosackes zwischen Torenia und Utricularia führte mich zu einer näheren Untersuchung erster Gattung.

Vergleichen wir die beiderseitigen Samenanlagen, so haben sie allerdings gemeinsam, dass der Embryosack zur Mikropyle hervorragt — bei Torenia weitaus stärker und typisch — und sehr enge am Funiculus anliegt. Ein Gefässbündel in der Samenanlage fehlt beiden Gattungen.

Von einem Eindringen des Embryosackes in die Placenta, d. h. in ein etwa dort befindliches Nährgewebe, war bei Torenia nichts zu sehen. Die dichte Anlagerung des Embryosackes an den Funiculus hat nach Prof. Goebel bei Torenia jedenfalls dieselbe biologische Bedeutung, wie bei den Utricularien der haustoriale Embryosack, indem er sicherlich Nahrung aus den sehr plasmareichen Zellen des Funiculus aufnimmt. Eigenthümlich sind hier auch die in der Chalazagegend liegenden inhaltsreichen Zellen, welche verdickte Zellmembranen zeigen und einer Auflösung durch den Embryosack unterliegen.

Auffallend ist bei Torenia auch die Schleimzone, welche sowohl jede einzelne Samenanlage, wie auch die Placenta umgibt, was ja auch bei verschiedenen Wasserpflanzen vorkommt. Von einer Auflösung der inhaltsreichen Zellen des Funiculus konnte ich bei Stadien direct nach der Befruchtung noch nichts entdecken, dass dieser Fall in späteren Stadien eintritt, ist kaum wahrscheinlich.

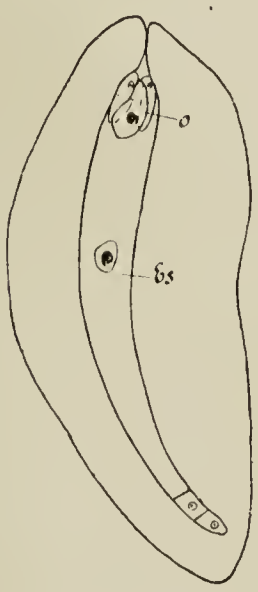


Fig. 32. Pinguicula vulgaris. Längsschnitt der Samenanlage. 250/1.

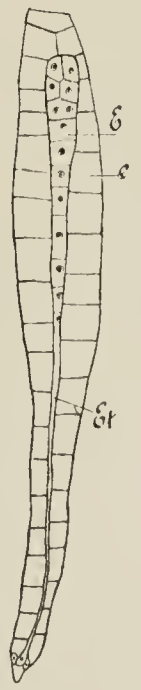


Fig. 33. Pinguicula alpina. Längsschnitt des Embryo = *E*; *Et* = Embryoträger; *e* = Endosperm.

III. Samenentwickelung von Pinguicula vulgaris.

Bei der Untersuchung dieser Utricularia verwandten Gattung hätten sich interessantere Resultate erwarten lassen, als sie faktisch mir zu theil wurden.

Die kugelförmige Placenta trägt sehr viele typisch anatrope Samenanlagen, welche an Grösse die der Utricularien weit überflügeln. Wir finden zwar auch nur ein Integument vor und keinen Nucellus, jedoch liegt hier der Eiapparat direct hinter der Mikropyle (Fig. 32) und es fehlt absolut das Nährgewebe in der Placenta, sowohl in jungen, wie in alten Stadien, obwohl ein Gefässbündel in der Samenanlage ebenfalls nicht vorhanden ist, sondern in der Placenta verlaufend endigt. Die Befruchtung verläuft ganz normal. Aus Gesagtem geht hervor, dass der Embryosack zur Mikropyle nicht herauswächst und solcher ist späterhin nach der Befruchtung ganz einer Endospermzelltheilung unterworfen und lässt sich nicht wie bei den Utricularien in drei Zonen theilen, nämlich in eine mittlere Embryosackzone, welche einer Endospermtheilung unterworfen und in zwei zu beiden Seiten dieser Zone gelegenen haustorialen Theile, welche einer Endospermbildung nicht unterworfen sind.

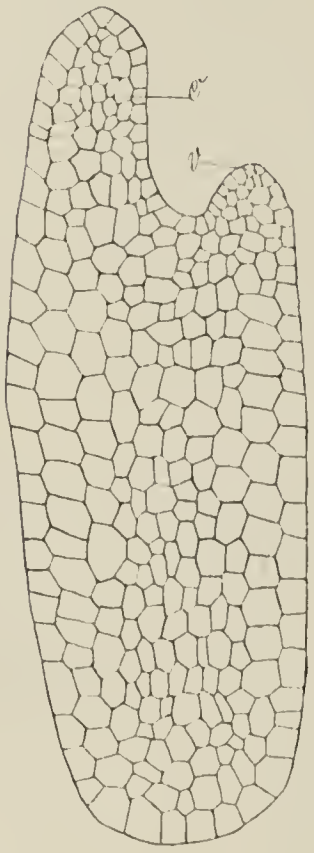


Fig. 34. Embryo von Pinguicula vulg. 250/1.
1 Cotyledon = *C* sichtbar; Vegetationsspitze = *v*.

Der einzellige Embryo treibt einen langen Schlauch in das nicht gerade sehr reichlich entwickelte Endosperm, und ist zuerst einer reichlichen Quertheilung unterworfen, der eine ganz regelmässige Quadranten- und Octantentheilung folgt, um weiterhin einer Dermatogenanlage und einer typischen Anordnung in Periclinen und Anticlinen zu weichen. Es bliebe nur noch der Nachweis zu bringen, wie die Anlage der Cotyledonen und der Primärblätter vor sich geht.

Dies veranschaulicht Fig. 34. Keimblatt, d. h. der Cotyledon und Wurzelanlage sind etwas schief getroffen, ebenso das Primärblatt, jedoch kann man deutlich ihre Anlage erkennen. In unserem Stadium trifft der späterhin eingefaltete Cotyledon die ersten Anstalten zur Anlage der Einfaltung. Ich verweise hier auf die genaue Schilderung einer Keimpflanze von Pinguicula vulgaris von Goebel in seinen Pflanzenbiologischen Schilderungen, II. Theil.

In unserem Bilde ist auch im Wurzelende eine deutliche Anlage der verschiedenen Zellschichten: Dermatogen, Periblem und Plerom zu erkennen. Weitere Beiträge zur Samenentwickelung erachte ich als unnöthig, ist solche doch, wie schon erwähnt, von Goebel aufs eingehendste bearbeitet.

Es sei nur noch erwähnt, dass hier das Endosperm sehr lange erhalten bleibt und eine ähnliche Abschnürung von Endosperm, wie solche bei den Utricularien vorkommt, nicht stattfindet.

München, 3. Juli 1896.

Einige Versuche über die Abhängigkeit des Mucor proliferus von den äusseren Bedingungen.

Von

Dr. W. Schostakowitsch.

Hierzu Tafel IV.

Die Beziehungen zwischen der Form der Organismen und der äusseren Lebensbedingungen sind bis heute sehr wenig untersucht

Wir stehen noch fern von der Aufstellung irgend welcher Gesetze über diesen Zusammenhang.

Jede Erweiterung unserer Kenntnisse in dieser Richtung hat einen gewissen Werth und darum erlaube ich mir die Resultate einiger Versuche, welche ich mit Mucor proliferus angestellt habe, zu veröffentlichen.

Bei dieser Untersuchung habe ich alle Culturgefässe mit Nährstoffen sorgfältig sterilisirt.

In allen zweifelhaften Fällen wurden immer Controlversuche gemacht.

So z. B., wenn unter gewissen Bedingungen ein abnorm aussehender Mucor entstand, wiederholte ich mehrmals dieselbe Cultur. Ausserdem wurden die Sporen einer entstandenen Form unter den normalen Bedingungen cultivirt, um die Ueberzeugung zu bekommen, dass es keine zufällig in das Culturgefäss gerathene Mucorart, sondern wirklich eine durch Culturbedingungen geänderte Form von Mucor proliferus ist.

Die typische Form des M. proliferus[1]) entwickelt sich auf Brod und Pferdemist bei Zimmertemperatur (12—18° C.).

Die aufrechten Sporangienträger dieser Form bilden einen grauen dichten Rasen und erreichen bis 7 cm in der Höhe. Anfangs unverzweigte werden mit dem Alter septirt und verzweigt.

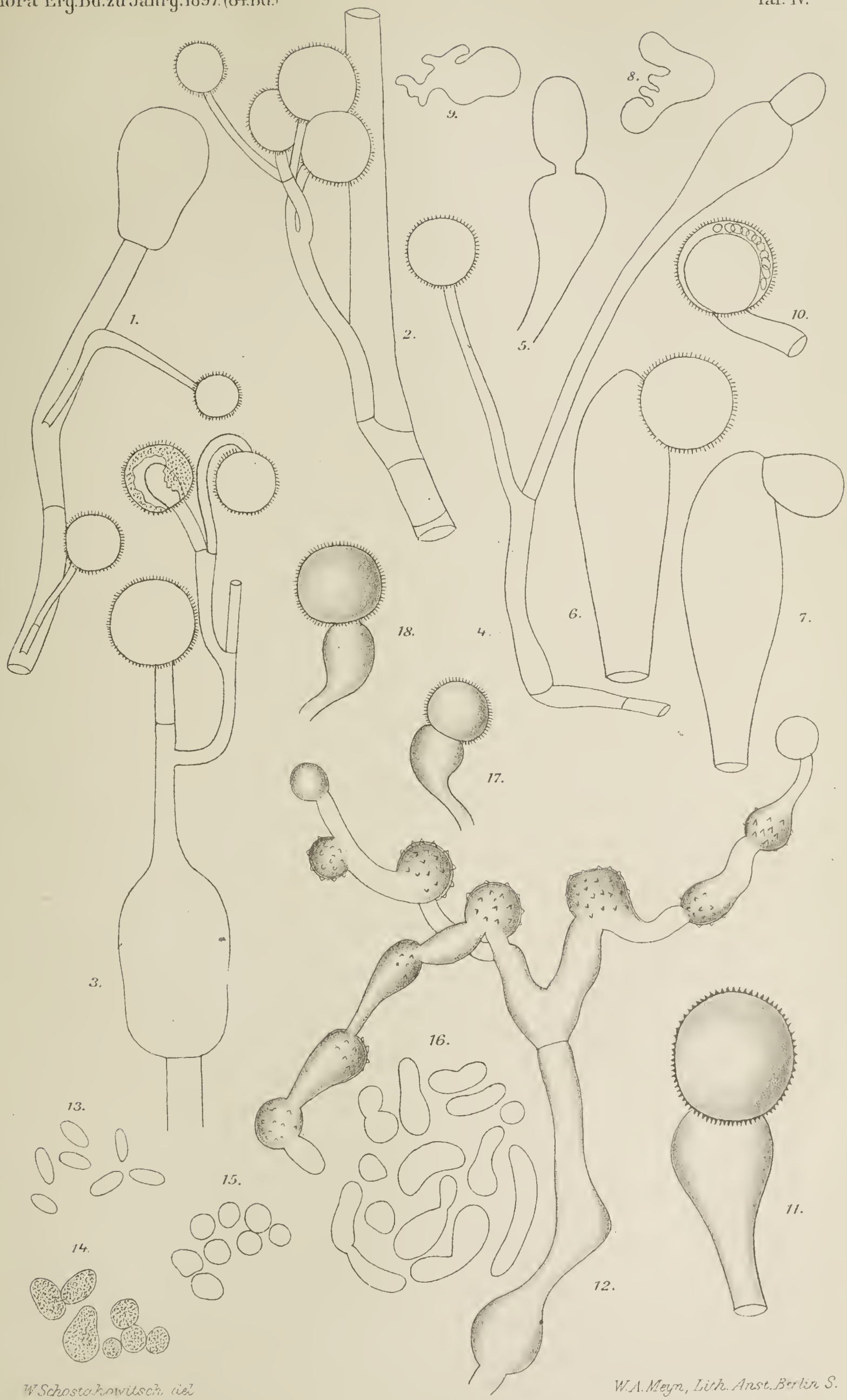
Die Zweige sind dünner als der Hauptstamm und in der Regel auch verzweigt. Die Zweiganordnung ist traubig.

Alle Zweige sind mit einem Sporangium abgeschlossen. Die Hauptsporangien, d. h. die, welche am Hauptstamme sitzen, unterscheiden sich von den Nebensporangien (Zweigsporangien).

Sie haben kugelige Form und erreichen im Durchmesser 450 μ, gelegentlich sogar $^1/_2$ mm.

---

1) Die Beschreibung des M. proliferus ist in Berichten d. deutsch. bot. Gesellsch. Jahrgang 1896, Bd. XIV.



W.Schostakowitsch. del.

W.A.Meyn, Lith. Anst. Berlin S.

Ihre Wand ist zerfliesslich, undurchsichtig, stark incrustirt, zuweilen mit Basalkragen.

Die Columella ist sehr gross, 180—300 μ lang, 150—180 μ breit, meist birnförmig, selten cylindrisch, mit farblosem Inhalte. Die Sporen sind sehr gleichmässig, durchschnittlich 17,5 μ lang und 7,5 μ breit.

Die Nebensporangien weichen von den Hauptsporangien zunächst durch ihre Grösse ab. Sie haben im Durchmesser 20—200 μ. Ihre Wand ist schwärzlich, durchsichtig, unzerfliesslich; die Columella sehr variabel nach Grösse und Form. Sie kann cylindrisch, conisch und knopfförmig sein. Die Sporen sind den Sporen der Hauptsporangien gleich, nur etwas kleiner.

Der Hauptunterschied dieser Mucorart von allen andern besteht in der Fähigkeit zur Durchwachsung.

In alten Culturen trifft man sicher eine Anzahl Columellen, welche durchgewachsen sind.

Die Durchwachsung äussert sich darin, dass die Columella in ein steriles oder Sporangien erzeugendes Mycel (Fig. 5) auswächst.

Noch zahlreicher sind die Fälle der inneren Durchwachsung der Sporangienträger.

Bei dieser Erscheinung wachsen die Querwände der Sporangienträgerzellen in ein mehr oder weniger reichliches Mycel aus, welches innerhalb des Sporangienträgers von Zelle zu Zelle kriecht.

Das Mycel kommt durch die Wand des Sporangienträgers oder durch die Columella ins Freie und bildet hier oft Sporangien, welche gleiche Eigenschaften mit den Nebensporangien haben.

Die Abbildungen (Fig. 1, 2, 3, 13) können eine bessere Vorstellung von Mucor proliferus geben.

I. Einfluss der chemischen Zusammensetzung des Nährsubstrates.

Ich habe die Versuche mit folgenden Stoffen von genau bekannter chemischer Zusammensetzung angestellt.

1. Eiweissstoffe: Pepton, Hühnereiweiss; 2. Zuckerarten: Trauben-, Rohr- und Milchzucker, Maltose; 3. Glycerin; 4. Asparagin. Da es sich bei diesen Versuchen herausstellte, dass die chemische Natur des Substrates einen sehr grossen Einfluss auf Mucor ausübt, so wurden auch die Wirkungen verschiedener Stoffe mit nicht genau bekannter Zusammensetzung untersucht. So z. B. Kartoffel, Zwiebel, Citrone, Rübe etc.

Eiweissstoffe. Auf verschiedenen Peptonlösungen wächst M. proliferus normal. Der einzige Unterschied besteht in der Höhe der

Sporangienträger, welche 3—7 cm nicht überschreiten, und in der rothen Färbung des Columellainhaltes. Dieselbe, d. h. die rothe Färbung der Columella, beobachtet man oft in den Culturen auf Pferdemist.

Es scheint, dass diese Farbe mit der Anwesenheit grosser Mengen eiweisshaltiger Stoffe im Nährsubstrate verbunden ist.

Zuckerarten. In 0,625 % Traubenzucker entwickelt sich nur ein schwaches Mycel. Die Concentration der Lösung in 1,23 % ist schon ausreichend für die volle Entwickelung des M. proliferus.

Die Culturen auf dieser Lösung unterscheiden sich von normalen Culturen dadurch, dass M. proliferus dabei keine dichten Rasen bildet.

Die Sporangienträger entstehen sehr vereinzelt und erreichen durchschnittlich $1^1/_2$ cm in der Höhe.

Der Unterschied zwischen Haupt- und Nebensporangien wird vollkommen verwischt; alle Sporangien nehmen die Eigenschaften der Nebensporangien an.

Der Rohrzucker allein ist nicht im Stande, die Entwickelung des M. proliferus hervorzurufen und zu unterhalten.

In den zahlreichen Culturen auf Rohrzuckerlösungen verschiedener Concentration blieben die Sporen manche Tage vollkommen unverändert.

Der Zusatz von $Ca(NO_3)_2$, $MgSO_4$, K_2HPO_4, $NH_4(NO_3)_2$ (zusammen 1 %) veränderte die Sache.

Jetzt bildete sich ein kräftiges Mycel mit Sporangien und reifen Sporen.

Hier unterscheidet sich M. proliferus von der typischen Form durch niedrigen Wuchs (1 cm), vereinzelt stehende Sporangienträger, durch Gleichartigkeit der Sporangien (alle sind den Nebensporangien gleich) und besonders durch Sporen, welche mehr abgerundet sind.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass M. proliferus für volle Entwickelung gewisse Mineralsalze braucht. Um zu erfahren, ob alle Elemente, aus welchen die oben angeführten Salze zusammengesetzt, unentbehrlich sind, habe ich Culturversuche mit folgenden Flüssigkeiten angestellt:

1. Rohrzucker 10 % und 1 % von K_2HPO_4, $CaSO_4$, KNO_3; 2. 10 % Rohrzucker und 1 % $Mg(NO_3)_2$, K_2HPO_4, $CaNO_3$; 3. 10 % Rohrzucker und 1 % $Mg(NO_3)_2$, $MgSO_4$, K_2HPO_4; 4. 10 % Rohrzucker und 1 % $MgSO_4$, K_2HPO_4, $CaSO_4$; 5. 10 % Rohrzucker und 1 % $Mg(NO_3)_2$, $CaSO_4$, KNO_3 und 6. 10 % Rohrzucker und 1 % $MgSO_4$, $Mg(NO_3)_2$, Na_2HPO_4, $Ca(NO_3)_2$.

In der ersten Auflösung fehlte Mg, in der zweiten S, in der dritten Ca, in der vierten N, in der fünften P und in der sechsten K.

Nur in der fünften und sechsten Cultur erfolgte keine Entwickelung.

Ich schliesse daraus, dass P und K für Mucorernährung unentbehrlich sind.

Da ich von der chemischen Reinheit der zu diesen Versuchen gebrauchten Mineralsalze nicht überzeugt bin, so scheint es mir besser, keine weitere Schlussfolge aus diesen Versuchen zu ziehen.

Milchzucker und Maltose sind für Mucor untauglich.

Asparagin. Asparagin allein ruft keine Entwickelung von M. proliferus hervor.

Auf 3% Asparagin und 1% Mineralsalze (dieselben wie bei Rohrzucker) entwickelt sich der Pilz normal. Er hat nur geringere Dimensionen.

Glycerin. Die Sporen des M. proliferus blieben in Glycerinlösung vollkommen intact. Bei Zusatz von 1% Lösung von oben erwähnten Mineralsalzen entwickelt sich reichliches Mycel, aber keine Sporangien.

Das Mycel unterscheidet sich von den typischen durch seine Verzweigung, welche büschelig ist und durch die Bildung, besonders an Zweigenden, der mehr oder weniger dicken Anschwellungen.

Die Wände dieser Anschwellungen zersprangen und der Inhalt trat aus dem entstandenen Risse heraus.

Asparagin, Glycerin und Mineralsalze. Die Culturen des M. proliferus in der Lösung von 10% Glycerin, 3% Asparagin und 1% Mineralsalze ($Ca(NO_3)_2$, $MgSO_4$, K_2HPO_4, $NH_4(NO_3)_2$ stellen viele Eigenthümlichkeiten dar. Abgesehen davon, dass die Sporangienträger hier viel niedriger (2 cm) und alle Sporangien gleichartig sind, zeichnen sich besonders die Sporen durch ihre Veränderungen aus. Sie nehmen vollkommen runde Form und verschiedene Grösse (von 7—14 μ im Durchmesser) an. Ausserdem bekommen die Sporen ganz neue Eigenschaften, welche man als Viviparie bezeichnen kann.

Die Sporen wachsen durch, indem sie noch in der Sporangiumwand geschlossen sind.

Sie schwellen dabei sehr bedeutend an, nehmen unregelmässige Gestalten (Fig. 8, 9) an und bilden ein sehr dünnes Mycel, welches, zu einem dichten Knäuel durchgeflochten, das ganze Sporangium ausfüllt.

Das Mycel bleibt gewöhnlich im Sporangium eingeschlossen; nur die Sporangienträger brechen die Sporangiumhülle durch und bilden winzige Sporangien mit knopfförmiger Columella und wenigen Sporen.

Die Vergleichung der Culturen auf Asparagin und Mineralsalzen mit den letzten Culturen zeigt uns, dass die abweichenden Eigen-

schaften der Sporen in den letzten Culturen durch den Zusatz von Glycerin hervorgerufen worden sind.

Zwiebel. Zwetschgen. Aus den Kulturen auf verschiedenen Substraten mit nicht näher bekannter chemischer Zusammensetzung verdienen nur die Kulturen auf Zwiebel und Zwetschgenfleisch der Erwähnung.

Auf Zwiebel erleiden die Sporen die Hauptveränderungen. Sie sind jetzt ausserordentlich variabel in ihrer Form und Grösse. (Fig. 16.) Neben den runden, ovalen, langgestreckten kann man auch bisquitförmige und unregelmässige Sporen treffen.

Einige Sporen haben ein solches Aussehen, als ob die Differenzirung des Sporangiuminhaltes nicht bis zum Ende gekommen und aus dem Plasma für zwei bis drei Sporen nur eine Spore herausgebildet worden wäre.

Die Grösse der Sporen verändert sich von 3 μ im Durchmesser bei kugeligen bis 65 μ in der Länge bei gestreckten Sporen.

Andere Abweichungen des M. proliferus bestehen auf diesem Substrate in viel niedrigerem Wuchs der Sporangienträger und in dem Ausbleiben der Unterschiede zwischen Haupt- und Nebensporangien, indem alle Sporangien die Eigenschaften der Nebensporangien annehmen.

Das Verhalten des M. proliferus gegen gekochtes Zwetschgenfleisch ist noch interessanter.

Hier verändern sich sämmtliche Theile des Pilzes so stark, dass die entstandene Form keine Aehnlichkeit mehr mit der normalen Form hat

Mucor proliferus bildet auf diesem Substrate ein reichliches Luftmycel, welches niedrige ($^1/_2$ mm), zertreute Sporangienträger mit gelben Sporangien beinahe verdeckt.

Die Sporangienträger haben in der Regel einen Seitenzweig oder sind seltener unverzweigt.

Die Hauptsporangienträger sind unter dem Sporangium stark angeschwollen, so dass sie einigermassen an Pilobolussporangienträger erinnern. (Fig. 4, 5, 11.)

Alle Sporangien sind gleichartig und haben durchschnittlich 200 μ im Durchmesser.

Sie sitzen oft nicht am apicalen Ende des Sporangienträgers, sondern sind stark zur Seite geschoben. (Fig. 6, 7.)

Ihre Wand ist schwach incrustirt, wenig zerfliesslich, die Columella verkehrt eiförmig, cylindrisch oder conisch.

Die Sporen sind grösstentheils rund oder unregelmässig, verschieden gross, schwach conturirt, mit feinkörnigem Inhalte. (Fig. 14.)

II. Einfluss der Temperatur.

Die Kulturen von M. proliferus auf Brod wurden im Thermostat bei 20—25° C. gehalten.

Es hat sich herausgestellt, dass Brod kein guter Nährstoff für solche Versuche ist, da es sehr rasch in Fäulniss übergeht.

Bei weiteren Versuchen gebrauchte ich ein Gemisch von Weintraubensaft, Pepton, Traubenzucker und 3% Agar-Agar.

Aus den zahlreichen Kulturen hat sich ergeben, dass das Optimum der Temperatur für die volle Entwickelung von M. proliferus bei 25° C. liegt.

Wenigstens bei dieser Temperatur entwickelt sich Mucor am raschesten und bildet üppige Rasen.

Das Maximum der Temperatur für die volle Mucorentwickelung liegt bei 30° C.; bei 32° C. hört jede Entwickelung auf.

Mucorkulturen bei 30° C. haben ein ganz eigenthümliches Aussehen.

Die Oberfläche des Nährsubstrates scheint dem unbewaffneten Auge mit kurzen braunrothen Haaren wie mit einem Filz bedeckt.

Eine nähere mikroskopische Untersuchung lernt uns, dass diese braunen Haare nichts anderes sind, als vollkommen umgestaltete Sporangienträger.

Diese Sporangienträger erreichen bis $^1/_2$ mm in der Höhe, sind reichlich, unregelmässig baumartig verzweigt. Sie sind der ganzen Länge nach nicht gleich dick, sondern haben in vielen Stellen kugelförmige Anschwellungen, welche eine Art von Verzweigungscentrum sind, weil aus ihnen gewöhnlich zwei bis drei Zweige aussprossen.

Diese Anschwellungen sind nichts anderes als ungeformte Sporangien.

Ihre Wände sind mit grossen Kalkkrystallen incrustirt. Zuweilen wird sogar die Columella angelegt.

In dieses Stadium der Entwickelung gelangend, bilden die Sporangien keine Sporen, sondern durchwachsen und erzeugen zwei bis drei Zweige. Dieser Process wiederholt sich und auf solche Weise entstehen jene sonderbaren Verzweigungen, welche auf Figur 12 abgebildet sind.

Nur wenige Sporangien bilden die Sporen.

Die Sporangien sind durchschnittlich 200 μ gross, mit unzerfliesslicher Wand.

Die grössten Veränderungen erleiden wieder die Sporen. Sie sind grösstentheils kugelig, einige unregelmässig und verschieden gross: von 7—14 μ im Durchmesser. (Fig. 15.)

Bei 32° C. bildet Mucor proliferus nur Mycel mit den beschriebenen baumartig verzweigten Sporangien.

Die Sporenbildung tritt nicht ein.

Wenn wir die Resultate dieser Versuche kurz zusammenfassen, so ergibt sich folgendes:

1. Das Maximum der Temperatur für die Entwickelung des Mycel von M. proliferus liegt einige Grade höher als das Maximum für die Sporenbildung.

2. Die Sporen sind für die Einwirkung der höheren Temperatur am meisten empfindlich. Sie werden nicht mehr gebildet bei der Temperatur, bei welcher alle anderen Theile des Sporangiums noch entstehen.

3. Unter dem Einfluss der hohen Temperatur verändern sich:
   a) die Sporangienträger, welche baumartig verzweigt werden;
   b) die Sporangienwand, welche unzerfliesslich wird;
   c) die Sporen, welche kugelig und verschieden gross werden.

III. Einfluss der Concentration der Nährlösung.

Um den Einfluss der Concentration der Nährlösung zu studiren, wurden die Culturen auf 10—80 % Traubenzucker, 10—80 % Rohrzucker mit Mineralsalzen und auf Apfelauszug mit 0,6 %, 1,2 %, 3 %, 6,2 %, 12,5 %, 25 % KNO_3 angestellt.

Maximum der Concentration der beiden Zuckerarten, bei welcher M. proliferus sich entwickelt, ist 70 %.

Dabei ist es nicht ohne Interesse, dass das Maximum für die Mycelbildung und für die volle Entwickelung ein und dasselbe ist.

Zu den Veränderungen, welche durch den chemischen Einfluss des Substrates hervorgerufen wurden, kommen noch folgende dazu:

Die Sporen auf den Kulturen in 30—70 % Trauben- und Rohrzucker nehmen kugelige Form an mit dem Durchmesser von 7—10 μ.

In der 70proc. Auflösung des Traubenzuckers werden die Sporangienträger nur auf dem Gipfel gabelig verzweigt. Die Columella nimmt kugelige Form und solche Grösse an, dass sie oft das ganze Sporangium ausfüllt, so dass das Sporenlager einschichtig wird, oder es bilden sich sogar die Sporen nur an einigen Stellen des Sporangiums. (Fig. 10.)

In dem Apfelauszug mit 25 %, 12,5 % KNO_3 erfolgt keine Entwickelung von M. proliferus.

Beim Zusatz von 6,2 % KNO_3 bildet sich nur ein steriles Mycel; dabei vergrössern sich die Sporen sehr stark.

Bei 3 % KNO_3 entwickelt der M. proliferus Sporangien mit kugeligen Sporen. Sonst haben die Culturen die Eigenschaften, wie Mucor auf Traubenzucker.

Der Zusatz von KNO_3 wirkt noch auf die Sporangienträger: man kann sehr viele derselben mit der Anschwellung unter den Sporangien treffen. (Fig. 17, 18.)

Es ist interessant, dass die starke Concentration der drei unteruntersuchten Stoffe eine ähnliche Wirkung auf die Sporen ausübt. Unter ihrem Einfluss nehmen die Sporen eine kugelige Form an.

Die beschriebenen Versuche geben genügende Beweise der Abhängigkeit der Form des M. proliferus von den Bedingungen, unter welchen der Pilz sich bei seiner Entwickelung und am Leben befindet.

Die Versuche zeigen, dass die Form jedes Theiles an gewisse äussere Lebensbedingungen festgebunden ist und als Resultat ihrer physikalischen und chemischen Wirkungen erscheint.

Es ist leicht zu bemerken, dass die verschiedenen Organe des M. proliferus nicht gleich veränderlich sind.

Die Sporen reagiren am besten auf die äusseren Einflüsse. Die Erhöhung der Temperatur oder die Concentration der Nährlösung, die Wirkung vieler Stoffe sind schon ausreichend, um das Aussehen der Sporen vollkommen zu verändern.

Versuchen wir kurz alles zusammenzufassen, was diese Untersuchung uns über die Veränderlichkeit des M. proliferus gibt.

Die Höhe der Sporangienträger schwankt zwischen $^1/_2$ mm und 7 cm, d. h. zwischen 1 und 1 %.

Unter gewissen Umständen erhalten die Sporangienträger subsporangiale Anschwellungen, wie bei Pilobolus.

Die Sporangien können einerlei oder zweierlei Art sein. Die Sporangienwand kann ihre Zerfliesslichkeit einbüssen.

Die Columella kann sich aus birnförmiger in kugelige Form umgestalten. Die Sporen variiren in ihrer Form und Grösse. Mit einem Worte — alles kann verändert werden.

Noch mehr! Die äusseren Bedingungen sind im Stande, nicht nur die Form des M. proliferus zu ändern, sie können auch dem Pilze ganz neue Eigenschaften verleihen.

So z. B. äussert sich die chemische Einwirkung des Substrates aus Glycerin, Asparagin und Mineralsalze unter Anderem darin, dass die Sporen eine neue Eigenschaft — Viviparie — erwerben.

Zum Schlusse möchte ich noch bemerken, dass man die Form, welche M. proliferus auf Zwetschgen annimmt, (wie mir scheint) als einen Beweis des phylogenetischen Zusammenhanges zwischen Mucor und Pilobolus betrachten kann.

Irkutsk, den 27. März 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1	150/1	Der obere Theil des Sporangienträgers (normale Form).
Fig. 2	150/1	Ein Zweig (normale Form).
Fig. 3	150/1	Durchgewachsene Columella.
Fig. 4	150/1	Ein Sporangienträger aus der Cultur auf Zwetschgen.
Fig. 5, 6, 7, 11	150/1	Sporangienträger (obere Theile) aus der Cultur auf Zwetschgen.
Fig. 8, 9	250/1	Durchwachsende Sporen aus der Cultur auf Glycerin, Asparagin und Mineralsalzen.
Fig. 10	250/1	Ein Sporangium aus der Cultur in 70% Traubenzucker.
Fig. 12	150/1	Ein Sporangienträger aus der Cultur bei 30° C.
Fig. 13	250/1	Sporen (normale Form).
Fig. 14	250/1	Sporen aus der Cultur auf Zwetschgen.
Fig. 15	250/1	Sporen aus der Cultur bei 30° C.
Fig. 16	250/1	Sporen aus der Cultur auf Zwiebel.
Fig. 17, 18	250/1	Sporangien aus der Cultur mit KNO_3.

Ein Fall von Naturauslese bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung.

Von
Fritz Müller.

„Es ist nicht zu vergessen“, sagt Sachs (Vorles. über Pflanzenphysiologie 1882, S. 980), (und er hätte sich dabei auf Darwin's langes Kapitel über „Bud-variation“ [Anim. and Plants under domestication Vol. I, Chapt. XI] berufen können), „dass Varietätenbildung auch bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung zuweilen stattfindet; wenigstens die Mehrzahl der Kartoffelvarietäten dürfte wohl auf ungeschlechtlichem Wege entstanden sein.“ Ebenso auch wohl, darf man hinzusetzen, die Mehrzahl der zahlreichen Spielarten des Zuckerrohrs und der Banane. Von Bananen besitze ich z. B. eine Sorte, die ich selbst aus einem einzelnen abweichenden Spross einer anderen gezogen habe. Sie hat sich seit etwa 20 Jahren unverändert erhalten; ihre Früchte sind gelb, Stamm und Blattstiele grün; bei der Mutter-

pflanze sind all diese Theile roth. Neben einander gepflanzt, haben Ableger der Mutter-, wie der Tochterpflanze beide ihre Eigenthümlichkeit bewahrt. Dass solche Knospenabänderungen benutzt werden können, um auch auf ungeschlechtlichem Wege gärtnerisch werthvolle Spielarten zu züchten, lehrt das von Darwin (a. a. O. S. 411) angeführte Beispiel Mr. Salter's.

Wer die Augen dafür offen hat, wird wohl in Europa ebenso wie in Südamerika Gelegenheit haben, an wildwachsenden Bäumen und Sträuchern einzelne Zweige mit mehr oder minder abweichender Gestalt oder Färbung der Blätter zu sehen. Dass in wildem Zustande solch einzelne abweichende Zweige sich nicht wie unter Mr. Salter's Hand auf ungeschlechtlichem Wege zu neuen Abarten oder selbst Arten weiter bilden können, ist schon dadurch verhindert, dass sie überhaupt nicht zu selbständigen Pflanzen werden, nicht auf ungeschlechtlichem Wege sich vermehren und verbreiten können, sondern mit dem Baum oder Strauch, dem sie entsprossen, zu Grunde gehen. Wo diese Hindernisse wegfallen, erscheint von vorn herein ihre Weiterbildung durch Naturauslese, also „ein Selectionsprozess trotz ungeschlechtlicher Vermehrung" nicht ausgeschlossen. Weismann's gegentheilige Behauptung: „Selectionsprozesse . . . sind nicht möglich bei Arten mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung" (Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung 1886, S. 33) hat ja bekanntlich Brefeld seit lange glänzend widerlegt durch den Nachweis, dass auf dem endlos formenreichen Gebiete der höheren Pilze geschlechtliche Fortpflanzung vollständig fehlt.

Für das Gebiet der Blüthenpflanzen scheint trotz Salter, Darwin, Sachs u. s. w. die Ansicht noch ziemlich verbreitet zu sein, dass die Arten durch den Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung zu mumienhafter Unveränderlichkeit erstarren müssten. Beispiele dafür, dass auch bei ungeschlechtlicher Vermehrung und ohne Zuthun des Menschen nutzlose Eigenthümlichkeiten verloren gehen, nützliche sich fortschreitend ausbilden können, habe ich nirgends erwähnt gefunden und so schien mir der im Folgenden besprochene Fall der Mittheilung nicht unwerth.

Schon auf der Insel Santa Catharina lernte ich vor vierzig Jahren bei Desterro und anderwärts eine weissblühende Marica kennen, die sich von allen anderen Arten, welche ich später kennen lernte, dadurch unterscheidet, dass sie mit Blüthenstaub derselben Pflanze vollkommen unfruchtbar ist und dass sie ausser durch Verästelung des Wurzelstocks auch dadurch sich vermehrt und ausbreitet, dass nach

dem Verblühen die Blüthenstengel sich zur Erde niederlegen und am Ende einen bald sich festwurzelnden Spross treiben. Vor dreissig Jahren an den Itajahy zurückgekehrt, habe ich diese Art an verschiedenen weit von einander entfernten Orten wiedergefunden, so auch mitten im Walde auf der Höhe eines hinter meinem Hause aufsteigenden Berges. Die hier über eine ziemlich ansehnliche Fläche verbreiteten Pflanzen unterscheiden sich von ihren Artgenossen dadurch, dass 1. ihr Blüthenstaub mischkörnig ist und nur noch wenige möglicherweise gute Körner enthält; dass 2. ihre Blüthenstengel weit länger sind (statt etwa $^1/_2$ Meter bis gegen 1 m lang) und dass 3. diese Blüthenstengel sich schon vor dem Aufblühen zur Erde niederlegen.

Diese Pflanzen sind offenbar Abkömmlinge einer einzigen Pflanze, die aus einem zufällig dorthin verschleppten Samen hervorgegangen war. Als einzige ihrer Art konnte sie, fern von Artgenossen, wegen der Selbstunfruchtbarkeit sich nicht auf geschlechtlichem Wege vermehren und verbreiten; es blieben ihr nur die am Ende der Blüthenstengel sich bildenden Sprösslinge, die im Laufe von zwei Jahren sich über 2 m von einander entfernen können, wie ich es in einem Falle wirklich sah.

Unter diesen Verhältnissen war der Blüthenstaub nutzlos, — er ist verkümmert; nutzlos war es ferner, dass die blühenden Blumen zur Anlockung von Besuchern sich über ihre Umgebung erhoben, vortheilhaft dagegen, wenn die jungen Sprösslinge sich möglichst bald von der Mutterpflanze entfernten und möglichst hald sich festwurzeln und selbständig ernähren konnten, — die Blüthenstengel haben sich verlängert und legen sich schon vor der Blüthezeit zur Erde nieder.

Es ist, als hätte die Natur selbst hier ausdrücklich einen Versuch angestellt zur Prüfung der beiden Sätze, in denen Weismann's Buch über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung gipfelt: „Selectionsprozesse . . . sind nicht möglich bei Arten mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung“ (S. 33) und „bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Arten werden überflüssige Organe nicht rudimentär“ (S. 62). Man könnte dagegen einwenden, dass unsere Pflanzen nicht erst an ihrem jetzigen Standorte ihre abweichenden Eigenthümlichkeiten allmälich erworben, sondern dass schon der erste an diese abgelegene Stelle verschleppte Samen sie fertig mitgebracht habe. Dem gegenüber ist daran zu erinnern, dass, so lange geschlechtliche Fortpflanzung möglich war, ebenso das Verkümmern des Blüthenstaubes, wie die zu vorzeitigem Niederbiegen führende Verlängerung des Blüthenstengels

geradezu schädlich gewesen wären, dass sie also auf geschlechtlichem Wege nicht hätten erworben werden können.

Um dieses einzelnen, wahrscheinlich sehr seltenen Ausnahmefalles willen ist selbstverständlich die hohe Bedeutung nicht in Abrede zu stellen, welche die geschlechtliche Fortpflanzung auch für die Blumenwelt dadurch hat, dass sie mannigfaltigere Nachkommenschaft der Naturauslese zur Verfügung stellt. Noch höhere Bedeutung aber dürfte sie dadurch haben, dass sie durch Ermöglichung der Kreuzung verschiedener Stöcke kräftigere Nachkommenschaft zu liefern vermag, wie schon zehn Jahre vor Weismann's Buch Darwin durch über ein Jahrzehnt fortgesetzte Versuche an Arten der verschiedensten Familien bewiesen hatte. (Cross and Selffertilisation 1876).

Blumenau, 18. März 1897.

Litteratur.

Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bacterien. Von Prof. Dr. Alfr. Fischer. Mit 3 lithogr. Tafeln. Jena, Verlag von Gust. Fischer. Preis 7 Mark.

Der Bau der Zellen von Cyanophyceen und Bacterien, namentlich die Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Kernen und Chromatophoren, haben bekanntlich in den letzten Jahren den Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gebildet. Das Resultat derselben war keineswegs ein übereinstimmendes. Der Verf., dem wir eine treffliche Untersuchung über die Cilien der Bacterien verdanken, hat in der vorliegenden Abhandlung jedenfalls wesentlich zur Klärung der schwebenden Fragen beigetragen. Er wendet sich namentlich gegen Bütschli, und kommt zu dem Resultate, dass der Cyanophyceen- wie der Bacterienzelle sowohl ein Kern wie ein kernähnliches Organ fehle, während die grüne Rinde der Cyanophyceenzelle als echtes Chromatophor aufzufassen sei. Die Untersuchungsresultate im Einzelnen können hier nicht angeführt werden, es sei betreffs derselben auf die Arbeit selbst verwiesen. K. G.

Das Pflanzenreich. Ein Handbuch für den Selbstunterricht, sowie ein Nachschlagebuch für Gärtner, Land- und Forstwirthe und alle Pflanzenfreunde. Gemeinfasslich dargestellt von Prof. Dr. K. Schumann und Dr. E. Gilg. Neudamm, Verlag von J. Neumann, 1897. Mit 500 Abbildungen im Text und 6 Tafeln in Farbendruck.

Nach einem kurzen Ueberblick über den Bau und die wichtigsten Lebensfunctionen der Pflanzen folgt die Darstellung der Systematik, welche den Haupttheil des Buches einnimmt. Dasselbe kann im Allgemeinen als ein wohlgelungenes und empfehlenswerthes bezeichnet werden, namentlich die Kryptogamen sind (von Gilg) sorgfältig bearbeitet. Nicht dasselbe kann aber von den Phanerogamen durchgehends gesagt werden. Wenn z. B. bei der Einleitung zu den Phanerogamen die

Moosblüthen mit den Sporangienständen von Equisetum zusammen als Blüthen bezeichnet werden, so kann dies nur verwirrend wirken. Dasselbe gilt für die Ausführung über die Homologie von Mikrosporen und Pollenkörnern (pag. 325). Es ist für die im Titel des Buches bezeichneten Leser jedenfalls ohne Abbildung nicht verständlich (und nebenbei auch nicht richtig), wenn gesagt wird, es könne „die eine Zelle, welche niemals in einen Schlauch auswächst, im Gegensatz zur fruchtbaren Zelle als die vegetative nur für einen Rest jener Vorkeimbildung gehalten werden". Ja, wächst denn etwa die generative Zelle zum Pollenschlauch aus? Ebenso unrichtig ist es bekanntlich, dass der Pollenschlauch der Kiefern erst im zweiten Jahre nach der Bestäubung sich entwickle. Auch die Schilderung des Thierfanges von Utricularia ist unrichtig, ganz abgesehen davon, dass die alte Mär, die Blasen begünstigen das Schwimmen, wieder einmal aufgefrischt wird. Die „Utricularia speciosa", die angeführt wird, dürfte wohl Pinguicula caudata sein! Ferner ist die Dattel keine Steinfrucht, sondern eine Beere, und der Rotang klettert nicht dadurch, dass „die oberen Fiedern der Blätter in Dornen umgewandelt sind", das könnte man allenfalls von Desmoncus sagen, aber von keinem Calamus. Anderes soll hier nicht hervorgehoben werden. Bei einer etwaigen zweiten Auflage, welche dem Buche zu wünschen ist, werden derartige Ungenauigkeiten zu beseitigen sein; hoffentlich fällt dann auch die geschmacklose Tafel „Zierblumen" weg, während sonst die reiche Ausstattung mit Abbildungen bei dem billigen Preis alles Lob verdient. K. G.

Julius Sachs.

Von

K. Goebel.

(Hierzu ein Bildniss.)

„Si quis tota die currens
pervenit ad vesperam satis est.“

Am 29. Mai dieses Jahres, morgens 6 Uhr, ist Julius Sachs in Würzburg, der langjährigen Stätte seines Wirkens, nach vielen Leiden sanft entschlummert. Ueberall, wo die wissenschaftliche Botanik eine Heimstätte hat, und weit über den Kreis der Fachgenossen hinaus ist diese Kunde als ein schmerzlicher, unersetzlicher Verlust empfunden worden, von niemand vielleicht mehr, als von dem Schreiber dieser Zeilen, der es stets als ein Glück dankbar empfinden wird, dem Verewigten eine lange Reihe von Jahren hindurch als Schüler und Freund nahe gestanden zu sein.

Wenn ich es versuche, ein kurzes Lebensbild des Mannes zu entwerfen, dessen glänzendem Geiste die Botanik so viel verdankt, so kommt mir unwillkürlich jener oben angeführte Spruch Petrarka's in den Sinn, ein Spruch, der zugleich so melancholisch und zugleich so tröstlich ist.

Ja, ein Lauf ist sein Leben gewesen, ein unablässiges, ruheloses Streben nach dem einen Ziele wissenschaftlicher Erkenntniss. Arbeiten, Forschen und Lehren war ihm nicht eine äusserliche Berufsthätigkeit, die man auf Stunden, Tage oder Wochen beiseite setzen und dann, wenn es sein muss, wieder aufnehmen kann. Sie nahmen den ganzen Mann in Anspruch, mehr als für sein persönliches Glück gut war. Und es war Abend geworden nach diesem arbeitsreichen Tage. Niemand hat es deutlicher gefühlt als er selbst, dem, abgesehen von allen körperlichen Leiden, das am schmerzlichsten war, dass er nicht mehr wissenschaftlich so energisch thätig sein konnte, wie früher, und wenn ihm etwas das Scheiden schwer gemacht hat, so war es das Gefühl, vieles, was er zu sagen wünschte, als unvollendeten Entwurf zurücklassen zu müssen.

Namentlich beschäftigte ihn in den letzten Jahren ein Werk, welches unter dem Titel „Principien vegetabilischer Gestaltung“ seine Anschauungen über kausale Morphologie darstellen sollte. „Es wäre mir doch recht leid, wenn ich das Buch nicht mehr schreiben könnte,

es wäre das Resultat 40jährigen Denkens und es ist doch immerhin wichtig, dass Gedanken ordentlich und lange ausgebrütet werden. Und mir würde es die letzten Jahre meines wirklich elenden Lebens einigermassen erträglich machen.“ [1])

Wir kommen auf die Ziele, welche dieses Buch verfolgen sollte, unten noch zurück, und wenden uns zunächst zu einer kurzen Darstellung von Sachs äusserem Lebensgange.

Er war durchaus ein „self-made man“, dem es wahrlich nicht leicht geworden ist, eine Bedeutung zu erreichen, welche die hervorragendsten deutschen Universitäten zu dem Wunsche veranlasste, ihn für sich zu gewinnen. Seine Jugendgeschichte theile ich im Folgenden nach einer für seine Familie bestimmten Autobiographie mit, aus welcher mir Mittheilungen zu machen Fräulein M. Sachs die grosse Freundlichkeit hatte. Es wird vielen, die ihn nur als gereiften Mann in angesehener Stellung kannten, von grossem Interesse sein, zu erfahren, wie wörtlich das „tota die currens“ zu verstehen ist.

Geboren wurde er am 2. Oktober 1832 in Breslau, wo sein Vater Graveur war. Zeitweilig wohnten seine Eltern auf dem Lande und dies mag dazu beigetragen haben, frühzeitig seinen Sinn für die Schönheit der Natur zu wecken, die er zeitlebens mit den Augen eines Künstlers ebenso wie mit denen des exakten Forschers betrachtete. Leider ist die Absicht, die er einmal hatte, ein Werk über die Schönheiten der Pflanzenwelt zu schreiben, nicht verwirklicht worden. Es wäre von höchstem Werth gewesen, wenn er, ein Meister der Darstellung, der Feind jeder Phrase und Geschmacklosigkeit, uns seine Gedanken über diesen Gegenstand hätte mittheilen können.

Seine ersten Schulerfahrungen waren nicht erfreulicher Art. Er kam in die Seminarschule in Breslau, die Seminaristen konnten nicht unterrichten, er lernte schlecht lesen und sein Schönheitssinn, der sich zeitlebens auch in einer Empfindlichkeit für Physiognomien äusserte, fühlte sich in der Schule beleidigt. Wie vielen hochbegabten Schülern war auch ihm das Auswendiglernen, die rein mechanische Reception, eine Last.

Mehr als der Schulunterricht war für ihn der vom Vater ertheilte Zeichenunterricht von Bedeutung. Er zeichnete und malte vom 13.—16. Jahre Blumen, Pilze und andere Naturgegenstände und seine künstlerische Begabung hat, wie wir weiter sehen werden, eine wichtige Rolle auf seinem Lebensweg gespielt.

---

1) Die unter Anführungszeichen angeführten Sätze sind meist Briefen entnommen.

Die Familie besass nur wenig Bücher und so fühlte der Knabe eine, ihm selbst zunächst unverständliche Sehnsucht nach geistigem Genuss, nach Anregung. Da wurde es für ihn von grosser Bedeutung, dass sein Bruder mit den Söhnen des Physiologen Purkynje[1]) bekannt wurde, der damals in Breslau Professor war. Von diesen Spielgefährten brachte der Bruder das Penny-magazine mit nach Hause und die darin abgebildeten vorweltlichen Thiere erregten das Interesse des wissensdurstigen Julius, obwohl ihm der englische Text unverständlich war, so sehr, dass sie ihm in den lebhaftesten Traumbildern erschienen. Er wurde dann selbst mit den Söhnen Purkynje's bekannt, und diese Bekanntschaft war für ihn ein Lichtstrahl, er sah zum ersten Mal einen Haushalt im höheren Stil, frei von allen Nahrungssorgen mit angeregtem geistigem Leben, das Ganze beherrscht von der imponirenden Erscheinung des damals schon weisshaarigen Hausherren, der Sachs den grössten Respekt einflösste. Von den Geschwistern lernte er Pflanzen pressen und hatte auch gehört, dass es Pflanzensammlungen gebe; er legte sich dann selbst eine solche an. Der Vater, welcher die Volksnamen vieler Pflanzen kannte, unterstützte dieses Bestreben. Sie machten in den frühesten Morgenstunden Exkursionen und Sachs bestimmte schon mit 14 Jahren nach der kleinen Flora von Scholz Pflanzen. Sein Herbarium wurde ihm aber gestohlen und dies war der erste herbe, tief empfundene Seelenschmerz, der ihn traf. Er erzählte den Verlust jedermann und konnte nicht begreifen, dass Andere ihn nicht auch als etwas ganz Ausserordentliches empfanden. Er hat auch nie wieder Pflanzen gesammelt, bis er in späteren Jahren als Professor ein Demonstrationsherbar anlegte. Dass in unserer Zeit manche Botaniker die specielle Pflanzenkenntniss ganz vernachlässigen, war ihm aber durchaus unsympathisch, wie folgende Briefstelle zeigt: „Mir sind die sogenannten „Physiologen", denen die gemeinsten Wiesen- und Gartenpflanzen unbekannt sind, sehr unangenehm; gerade diese Leute pflegen auch von physikalischen Kenntnissen sehr wenig zu besitzen." Wenn er auch manchmal im Scherze sich über die gänzlich unnöthigen vielen und langweiligen Phanerogamenformen beklagte, so war er doch weit davon entfernt, die Kenntniss und Untersuchung derselben gering zu schätzen. Leb-

---

1) J. E. Purkynje, 1787—1869, war 1823—1850 Professor der Physiologie nnd Pathologie in Breslau, von 1850 ab in Prag. Bekanntlich hat Purkynje auch eine botanische Abhandlung geschrieben (De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarium formis commentatio phytotomica. Breslau 1830).

haftes Interesse für die allgemeinen Probleme der Systematik hat sich, wie unten hervorgehoben werden soll, auch in seinen Arbeiten stets bekundet.

Der Gedanke, ihn das Gymnasium besuchen zu lassen, war in der Mutter entstanden; keiner der Brüder genoss diese Vergünstigung, die bei der Verarmung der Familie kein geringes Wagniss war.

Der Aufenthalt auf dem Elisabethgymnasium bildet eine sonnige Erinnerung in Sachs' Leben. Die Arbeit in der Schule machte ihn glücklich, sie hob ihn den gedrückten häuslichen Verhältnissen gegenüber in eine höhere Sphäre. Er war fast immer der Erste in der Klasse und dabei der Frischeste und Fröhlichste, auch stets dabei, wo es einen muthwilligen Streich galt. Er besuchte das Gymnasium von 1845—1850. Von den Lehrern trat ihm freilich nur einer, Dr. Rumpelt, menschlich näher. Dieser erkannte die geniale Begabung des Schülers und machte ihn zu seinem Freunde. Dagegen hat der Lehrer der Naturwissenschaften, der Lichenologe Körber, ihn nur abgestossen. Körber konnte nicht unterrichten und wusste nichts Wissenswerthes über seine Disciplin zu sagen. So arbeitete Sachs auf eigene Hand naturwissenschaftlich weiter. Er verschlang — ohne dass es ihm geschadet hätte — Oken's Naturphilosophie, die er für wenige Groschen erstanden hatte, legte sich eine Schädelsammlung an und machte eine mit vielen Bildern ausgestattete Monographie des Flusskrebses, die sich bis heute erhalten hat. Durch Dr. Rumpelt auf diese Arbeit aufmerksam gemacht, liess ihn Körber kommen und warnte ihn ernstlich davor, sich den Naturwissenschaften zu widmen, da niemand einen Groschen dafür gebe! — Wie gut ist es, dass dieser Rath nicht befolgt wurde!

Im Jahre 1848 starb der Vater, im Jahre darauf die Mutter. Der ganz Verwaiste wohnte zunächst bei seinem Bruder, wo er zu seiner grossen Freude eine freilich nicht heizbare Dachkammer erhielt, die ihm gestattete, in seiner spärlich bemessenen Zeit naturwissenschaftliche Studien zu treiben; er hat so z. B. die lateinisch geschriebene Anatomie des Bartholinus durchstudirt. Seine Lage wurde aber immer drückender, er ging von der Schule ab (von Obersekunda) und wollte Seemann werden.

Inzwischen war Purkynje nach Prag berufen worden; er erinnerte sich des Freundes seiner Söhne und schrieb ihm, er solle nach Prag kommen, als eine Art Privatassistent, der für die gewiss sehr bescheidene Remuneration von 100 fl. und freie Station namentlich naturwissenschaftliche Zeichnungen anzufertigen hatte.

Nach mancherlei Schwierigkeiten mit der Vormundschaft siedelte Sachs am 14. Febr. 1851 nach Prag über. Er fand dort zwar eine Unterkunft, aber keine Heimat. Purkynje war ein hochbedeutender Mann, vor dessen Genialität Sachs grossen Respekt hatte. Beide waren aber zu eigenartige Naturen, um sich verständigen zu können, der ältere Forscher hatte für den jüngeren kein Wort der Anerkennung, der Theilnahme und der Ermuthigung. Er war von bäuerlicher Abkunft, und das haftete ihm zeitlebens an, Sachs aber fühlte sich, wie er selbst mit Recht sagt, trotz seiner bescheidenen Familienverhältnisse als geborner Aristokrat. So konnte es an Reibungen nicht fehlen. Dazu kam, dass Purkynje sich an der national-czechischen Bewegung, für die er auch Geldopfer brachte, lebhaft betheiligte. Er redete sich, obwohl er echt deutsche Bildung hatte, Deutschenhass ein, der ja auch heute noch das Schibboleth der Czechen bildet. Sachs aber fühlte sich zeitlebens als guter Deutscher und hatte nicht die mindeste Lust, sich czechisiren zu lassen. Die Artikel, die er für Purkynje's Zeitschrift „Ziva" schrieb, wurden aus dem Deutschen in das Czechische übertragen. Während der sechs Jahre, die Sachs bei Purkynje blieb, hat er täglich vier Stunden für diesen gearbeitet, so dass er gewiss mehr gab, als er empfing. Trotzdem ist es ein grosses Verdienst Purkynje's, Sachs der wissenschaftlichen Laufbahn erhalten zu haben.

Es trat an diesen in Prag die Frage heran, ob er ganz naturwissenschaftlicher Zeichner bleiben oder studieren solle. Zum Glück entschied er sich für letzteres und machte in Prag, trotzdem er längere Zeit der Schule fern geblieben war, mit bestem Erfolge im Herbst 1851 die Maturitätsprüfung, um sodann die Universität zu besuchen.

Der junge Student war schon zu selbständig und kritisch, um ein eifriger Hörer von Vorlesungen zu sein, in denen nur eine ganz hervorragende Persönlichkeit ihn hätte fesseln können. Solche waren aber damals an der Prager Universität offenbar nur sehr wenige vorhanden. Die Botanik war durch Kosteletzky vertreten, der Schleiden vorlas, so dass Sachs nach einigen Stunden wegblieb, da er dazu keinen Professor brauchte. Er trieb namentlich Chemie, Physik und Mathematik. Der einzige aber, der ihn fesselte und förderte, war Robert Zimmermann,[1]) der ihn auch in sein Haus

---

1) Rob. A. Zimmermann, geboren in Prag 1824, studirte Philosophie, Mathematik und Naturwissenschaften und wurde 1852 Professor der Philosophie in Prag, seit 1861 in Wien.

zog. „Den Sinn für Philosophie brachte ich mit, er aber hat mich auf den rechten Weg geleitet“, sagt Sachs von ihm, „er und mein früherer Lehrer Rumpelt sind die einzigen, die mich gefördert haben, in allem übrigen bin ich Autodidakt.“ Seit er Zimmermann kennen gelernt hat, las er viel Philosophisches, Herbart, Leibnitz, Kant, Locke, Hume, sogar die Scholastiker. Daneben trieb er privatim zoologische und botanische Studien und einige Jahre besonders Physik und Mathematik. Im Jahre 1856 wurde er zum Doktor der Philosophie promovirt, was damals in Prag sehr schwierig war. Seine äussere Lage blieb, nachdem er sich von Purkynje getrennt hatte, eine prekäre, er verdiente ein wenig Geld durch litterarische Arbeiten, Zeichnungen von Petrefacten etc., und machte seine ersten zusammenhängenden pflanzenphysiologischen Untersuchungen, auf die unten zurückzukommen sein wird. 1857 habilitirte er sich als Privatdocent der Pflanzenphysiologie, die damals noch nicht für zünftig galt, so dass verschiedene Schwierigkeiten zu überwinden waren. „Was wollen Sie denn über Pflanzenphysiologie vortragen, damit sind Sie ja in zwei Stunden fertig“ sagte der Chemiker Rochleder, und er hatte nicht so unrecht für die damalige Zeit.

Als Privatdocent war Sachs, der später wohl der beste Docent gewesen ist, den die neuere Botanik aufzuweisen hat, wenig erfolgreich. Es mag dies damit zusammenhängen, dass die Lehrthätigkeit ihn noch wenig interessirte. Er lebte ganz und gar der Wissenschaft und war ungemein fleissig; „auch wenn ich spazieren ging, wühlte es in meinem Kopfe“. War es ihm doch, wie er sagt, wie eine Erleuchtung aufgegangen, dass es nicht nur gelte, möglichst viel zu lernen, sondern selbst schöpferisch thätig zu sein; von da an studirte er nur, um eigene Gedanken, selbstgesteckte Ziele zu bearbeiten. Er lernte auch einige der damaligen Hauptvertreter der Botanik kennen, so 1856 auf der Naturforscherversammlung in Wien Unger, Nägeli und Alex. Braun, etwa 1857 Hofmeister, der in jahrelangem Verkehre mächtig, aber vielfach auch verwirrend, wie Sachs meint, auf ihn einwirkte. Das Leben in Prag war ihm mittlerweile fast unerträglich geworden. Die Nationalczechen traten ihm, dem Deutschen, feindlich gegenüber, man erklärte ihm offen, dass man ihm den Aufenthalt in Prag verleiden wolle. Inzwischen war Professor Stein, der bekannte Zoologe, auf Sachs aufmerksam geworden. Stein war früher in Tharandt, wo eine land- und forstwirthschaftliche Akademie sich befand, thätig gewesen und brachte

Sachs mit dem Vorstand dieser Anstalt, dem Chemiker Stöckhardt, in Berührung. Sachs wurde aufgefordert eine Darlegung über den Nutzen der Pflanzenphysiologie für die Landwirthschaft auszuarbeiten und wurde daraufhin 1859 als physiologischer Assistent nach Tharandt berufen, wohin er im März übersiedelte. Seine Hauptaufgabe war hier, zu beweisen, dass man Landpflanzen in wässeriger Nährlösung ziehen könne, ausserdem beschäftigten ihn noch andere physiologische Untersuchungen. „Die Entdeckungen lagen damals am Wege", meint er, „die Botaniker trieben andere Dinge", und Nägeli z. B. bezeichnete damals Sachs' Untersuchungen als „agriculturchemische"; von einer chemischen Pflanzenphysiologie war in Deutschland noch keine Rede.

Er war im Sommer von vier Uhr früh an der Arbeit, und fand so 59—60 auch Zeit neben seinen eigenen Arbeiten die alten Pflanzenphysiologen zu studieren. Diese Litteraturstudien veranlassten ihn im Jahre 1860 Hofmeister den Vorschlag der Herausgabe eines grossen botanischen Handbuchs zu machen, in welchem die gesammten Ergebnisse dessen, was wir jetzt allgemeine Botanik nennen, kritisch dargestellt werden sollten. Das „Handbuch der physiologischen Botanik" ist bekanntlich ein Torso geblieben; verschiedene Mitarbeiter, welche bestimmte Theile übernommen hatten, traten zurück, Hofmeister erkrankte und starb 1877, ehe er seinen Antheil ganz bearbeiten konnte, aber auch die vier erschienenen Bände gehören zu dem Werthvollsten der neueren botanischen Litteratur. Wiederholt musste Sachs auch Vorträge auf landwirthschaftlichen Versammlungen halten, was ihm den Nutzen brachte, dass er fand, dass er ein natürliches Talent für öffentliche Vorträge habe.

Im Winter 1860/61 erhielt er den Auftrag in Chemnitz, am Polytechnikum die neu zu errichtende landwirthschaftliche Abtheilung zu leiten, stiess dort aber auf manche Schwierigkeiten. So war ihm eine Anfrage, ob er an der landwirthschaftlichen Akademie in Poppelsdorf bei Bonn die Lehrstelle für Botanik und Naturgeschichte übernehmen wolle, sehr willkommen, und er siedelte 1861 nach Bonn über. Dort hat er sich auch verheirathet; seiner Ehe entsprossen zwei Töchter und ein Sohn.

Die sechs Bonner Jahre gehören wissenschaftlich mit zu seinen fruchtbarsten; ausser einer Anzahl anderer Arbeiten wurde in Bonn seine Experimentalphysiologie geschrieben und das Lehrbuch begonnen. Seine Vorträge fanden grossen Anklang, auch wurde er nach zwei Jahren von den Vorlesungen über Mineralogie und Zoologie befreit und las nun im Winter Physiologie, im Sommer Monographie land-

wirthschaftlicher Pflanzen. Mit dem Bonner Botaniker Schacht, der schon kränklich und eine von seiner eigenen Natur völlig verschiedene Persönlichkeit war, kam er wenig in Berührung, mit dessen Nachfolger Hanstein dagegen ergab sich ein freundschaftliches Verhältniss. Mit Sehnsucht hat er in späteren Jahren oft noch an den Garten gedacht, den er in Poppelsdorf allein mit einem Arbeiter besorgte, hatte er doch reichlich Gelegenheit sich später davon zu überzeugen, wie schwierig es für einem Direktor eines botanischen Gartens ist, intelligente, tüchtige und willige Gärtner zu finden, und wie schwer selbst solche oft die grössere Freiheit einer akademischen Stellung zu ertragen wissen. Sonst waren auch hier die Verhältnisse sehr bescheiden, sein Untersuchungsmaterial musste er sich meist auf eigene Kosten[1]) und unter persönlichen Entbehrungen verschaffen. So begrüsste er mit grossen Jubel die am Sylvesterabend 1866 eingetroffene Nachricht, dass er als Nachfolger De Bary's nach Freiburg i. Br. berufen sei, wohin er im April 1867 übersiedelte. Das Leben dort gestaltete sich bei einem kleinen Gehalte und einem nicht sehr erfreulichen Garten nicht nach Wunsch, schon nach drei Semestern vertauschte er gerne Freiburg mit Würzburg. Dort ist er bekanntlich trotz glänzender Berufungen auch geblieben. Schon 1869 erhielt er einen Ruf nach Jena, 1872 nach Heidelberg, 1873 nach Wien, 1877 nach Berlin, wo man ihn später auch für die landwirthschaftliche Hochschule zu gewinnen suchte; auch nach Bonn, unter glänzenden Bedingungen. Nach Nägeli's Rücktritt wurde ihm die Münchener Professur angeboten. Es ist vielleicht zu bedauern, dass er, so lange seine Gesundheit noch gut war, nicht eine dieser Berufungen angenommen hat, zumal das Würzburger Klima für nervöse Naturen nicht eben zuträglich ist. Es mögen theils Familienverhältnisse, die ihn sehr bedrückten, theils die Anhänglichkeit an das von ihm in Würzburg Geschaffene und die Scheu vor dem mit jedem Stellungswechsel verbundenen Zeit- und Kraftverlust gewesen sein, die ihn in Würzburg festhielten. Die Regierung erwies ihre Anerkennung durch Titel- und Ordensverleihungen; seine Kollegen wählten ihn schon im Herbst 71 zum Rektor und wiederholt in den Senat.

1) „Ihre Etiolirungen der Kakteen", schreibt er 1891, „interessiren mich um so mehr, als ich 1863 oder 1864 Einiges darin versucht habe und an Phyllocactus fand, dass die Blattflügel im Finstern wegblieben, indem die Sprosse kantig rundlich wurden, wie bei Marchantia; ich musste mir damals aber die Pflanzen aus meiner magern Tasche selbst kaufen, und so blieb es bei wenigen Versuchen, die ich auch zum Theil nicht beschrieben habe. Ab und zu aber habe ich sie in meinen Schriften erwähnt."

Mit dem Antritt der Würzburger Professur waren also die Wanderjahre abgeschlossen. Sie sind, wie die vorstehenden Mittheilungen zeigen, keine leichten gewesen. „Als ich mit ca. 2000 Gulden Gehalt nach Würzburg kam und eine Spelunke vorfand, war ich bereits 36 Jahre alt und hatte mit Nahrungssorgen im strengsten Sinne des Wortes zu kämpfen, nachdem ich drei Jahre vorher schon die Experimentalphysiologie herausgegeben und das Lehrbuch geschrieben hatte. Ich war 37 Jahre alt, nachdem ich 20 Jahre täglich 14 — 15 Stunden gearbeitet hatte, als es mir zum erstenmale gelang, 200 Thaler in einem Staatspapiere anzulegen. Sie sehen, es ist mir nicht leicht geworden, und doch wünsche ich, es ginge mir jetzt ebenso gut wie damals, denn was ich seitdem erlebt habe, ist mehr, als ein Mensch eigentlich ertragen kann“, schrieb er später.

Der drastische Ausdruck, den er von dem Würzburger Institut gebraucht, zeigt, dass er keineswegs in geordnete Instituts- und Gartenverhältnisse hinein kam. Das Institut, welches unter seiner Leitung einen Weltruf erlangte und junge Botaniker aus aller Herren Länder anzog, war zusammen mit der Poliklinik und dem pharmakologischen Institut in einem Gebäude untergebracht, das von den modernen Prachtbauten, wie sie an vielen Universitäten entstanden sind, recht bescheiden absticht. Und doch was hat er Alles darin geleistet! Allmählich gelang es, wenigstens das ganze Gebäude für botanische Zwecke zu erhalten, und auch als in Würzburg die andern Naturwissenschaften neue, schöne Gebäude erhielten, war Sachs viel zu bescheiden, um auf einen botanischen Neubau zu dringen. Er begnügte sich mit dem Anbau eines sehr schönen und zweckmässigen Hörsaals. Der auf ungünstigem Terrain — grösstentheils dem Schutt eines alten Festungsglacis — angelegte Garten lag ihm besonders am Herzen. Er nahm sich der Pflege desselben selbst sehr energisch an und wurde durch ein üppiges Wachsthum an der früher recht öden Stelle belohnt. Später errichtete er sich eine besondere kleine Abtheilung im Garten, die er nur mit Hilfe seines Institutsdieners pflegte. Dort machte er Versuche im Freien, es befand sich dort das bekannte „Schilderhaus“ für Etiolirungsversuche und andere Einrichtungen. Er war der Ansicht, dass eine Hauptsache bei experimentell-physiologischen Arbeiten die Heranzucht gesunder, kräftiger Versuchspflanzen sei, und dass diese jeder selbst in die Hand nehmen müsse, und er verstand es meisterhaft, diese Vorschrift zu befolgen, Auch in seinem Arbeitszimmer hat er fast stets Pflanzen cultivirt,

im Sommer aber, so lange Pflanzen wuchsen, war es ihm ein Bedürfniss, im Freien zu beobachten und im Garten umhergehend über seine Untersuchungen nachzudenken. So lange er kräftig genug war, machte er auch gerne Spaziergänge und kleine Ausflüge in die Umgegend; ein grosser Fussgänger ist er wohl nie gewesen. Wenigstens äusserte er einmal in späteren Jahren im Scherze, die einzige Erbschaft, die er von seinem Vater überkommen habe, seien 100 fl. und schwache Beine gewesen.

Die Haupterholung des deutschen Professors, das Reisen, hat er nur wenig genossen. Wenn er einmal eine Ferienreise unternahm, trieb ihn die Sorge um seine Familie und sein Institut und namentlich die Sehnsucht nach der Arbeit meist sehr bald wieder zurück; fallen ja doch die grossen Ferien gerade in die für physiologische Arbeiten günstigste Zeit. Und doch hätte seinem für alles Schöne so empfänglichen Sinn das Reisen besonders viel geboten. Einem Freunde, dem es gelungen war, ihn zu einer Reise nach Norwegen zu bewegen, schrieb er: „Von der Herrlichkeit der Natur brauche ich Ihnen nichts zu sagen, ich fühlte mich so glücklich, wie niemals sonst im Leben, ich habe geradezu in Glück geschwelgt.“ Auch kleinere Ausflüge nach den Niederlanden, Helgoland, Neapel hat er, soweit es seine Gesundheit erlaubte, genossen. Der Wunsch, „ich möchte nicht sterben ohne die Tropen gesehen zu haben“ ist ihm leider nicht erfüllt worden. Im Allgemeinen aber war er der Ansicht, dass die Ferien da seien, um zu arbeiten.

Die erstaunliche Arbeitsleistung, die er sich von seiner Jugend an auferlegte, konnte nicht ohne Rückwirkung auf seine Gesundheit bleiben. Er selbst sagte, dass er jedes seiner Bücher mit langwierigem Unwohlsein bezahlt habe, und selbst das stärkste Nervensystem ist einer so ruhelosen Arbeit nicht gewachsen. Dazu kam die langjährige Krankheit seiner Frau, was wesentlich mit dazu beitrug, seine Kraft aufzureiben. Die Ergebnisse der Sektion zeigten eine so weitgehende Erkrankung innerer Organe, dass es nur seinem starken Willen zuzuschreiben ist, dass er in den letzten Jahren noch thätig sein konnte.

Diese Thatsachen sind auch im Auge zu behalten, wenn man sein Verhalten anderen gegenüber gerecht beurtheilen will. Er stand zuletzt sehr vereinsamt und hat sich manchen früheren Freund durch scharfe und nicht immer objektiv gerechtfertigte Kritik entfremdet. Man bedenke, dass er vom Hause aus mit einem feinen, reizbaren Temperamente begabt, durch persönliche Lebenserfahrungen oft ver-

bittert war, dass ihm ferner die Wissenschaft den höchsten Lebensinhalt bildete, und eine Arbeit, die er für wissenschaftlich schlecht hielt, ihm infolgedessen auch als eine moralische Schlechtigkeit erschien, dass ihm von dem hohen Standpunkt aus, von dem er die wissenschaftliche Aufgabe betrachtete, vieles, an dem andere hängen, als nichtig erscheinen musste, dass seiner vornehmen Natur alle Unklarheit, alles Phrasenthum und alle Streberei verächtlich erschien, so wird man verstehen, wie bitter er oft die Litteraturzustände in der Botanik beurtheilte.[1]) Als Grundfehler derselben betrachtete er, dass allgemeine Gedanken als gleichsam unpersönliches Gemeingut betrachtet würden, während jede Einzelbeobachtung als ein persönliches Verdienst beurtheilt und citirt werde. Dabei gehörte er nicht etwa zu denen, die Widerspruch nicht vertragen können; er war ihm vielmehr, wenn er begründet war, sehr erwünscht; nur wo ihm die Opposition aus Unfähigkeit und Unverstand hervorzugehen schien, verdross sie ihn auf das Lebhafteste. Seinen Standpunkt bezeichnen am besten wohl die Worte, die er einem Freunde nach einer lebhaften allgemeinen Diskussion schrieb: „Im Grunde kommt es ja in der Wissenschaft, wie im praktischen Leben immer nur darauf an, ob man die Gesammtauffassung des andern gelten lässt; ist das der Fall, so weiss man sich gegenseitig immer zurecht zu finden, und ich wünsche, dass das bei uns immer der Fall sein möge."

Obwohl bei ihm die intellektuelle Seite das Gemüthsleben ganz entschieden überwog, so war er doch für jeden kleinen Dienst dankbar, und ich habe ihn auch als einen nachsichtigen liebenswürdigen Vorgesetzten kennen gelernt. Gegen die, welche ihm unsympathisch waren, konnte er allerdings scharf abweisend sein. Goethe's bekannter Spruch: „Sage nur von deinen Feinden, warum willst du gar nicht wissen" etc. war auch seine Meinung. Die Litteraturzustände in der Botanik wurden ihm im Laufe der Zeit immer unerfreulicher. „Bei jeder andern Wissenschaft mag es ja einen Sinn haben, sich durch Arbeit zu ruiniren; aber für botanisches Publikum ernst zu arbeiten, seine Kräfte aufzureiben, ist gerade so gut, als ob man Tag und Nacht an der Erfindung einer neuen kosmetischen Seife arbeiten wollte." Solche Missstimmung hat ihn aber nicht verhindert, unab-

1) „Im Grunde kümmere ich mich nach 20jährigem Kampfe nicht mehr um unsere Litteraturzustände, hoffe aber, wenn ich gesund bleibe, einmal das gesammte botanische Litteraturwesen zu beleuchten und so die Frage zu beantworten, warum thatsächlich die Botanik, trotz ihrer grossen Leistungen, im Concert der Naturwissenschaften eine so erbärmliche Fuge spielt."

lässig weiterzuarbeiten, sobald er dazu im Stande war, namentlich wenn die Sonne schien, von der er wie viele sensible Naturen, z. B. Goethe, mächtig beeinflusst wurde. „Denken Sie sich von Java nach Bayern versetzt und die Sonnenscheibe auf drei Wochen mit einer 100 m dicken Lage Segeltuch überzogen, so können Sie sich ungefähr eine Vorstellung von der Vegetation unseres Gartens machen. Gras und Blätter der Bäume wachsen, als ob es hier auf eine Milchwirthschaft ankäme. Alle Welt freut sich über unsere üppige Vegetation, es kommt aber nichts zum Blühen. . . . Es ist um vier Uhr so dunkel, wie am Christabend um dieselbe Stunde. Und so geht es seit drei Wochen fort. Das Alles wäre mir nun recht, da ich ein friedlicher Weltbürger bin, aber es macht mich krank, da ich ohne Sonne nicht leben kann."

In Würzburg fand Sachs erst recht Gelgenheit sein Lehrtalent zu entfalten. Wenn sonst wohl nicht selten man in botanischen Hörsälen „viele sieht, die nicht da sind", so war es bei ihm nicht der Fall. Sein fesselnder lichtvoller Vortrag zog die Studenten stets an, zumal er ihn durch Demonstrationen zu beleben wusste. An dem Demonstrationsmaterial arbeitete er unablässig, er hat selbst eine Anzahl Tafeln gezeichnet und gemalt und getrocknete Pflanzen, Alkoholpräparate, Modelle und Culturen unablässig vermehrt. Bei einer naturwissenschaftlichen Vorlesung müsse alles klappen, wie im Theater, meinte er. Er las im Winter allgemeine Botanik (Anatomie und Physiologie), im Sommer specielle („Naturgeschichte des Pflanzenreichs"), ausserdem hielt er im Sommer öfters einen experimentellen Demonstrationskurs ab, der ihm sehr viel Arbeit machte, auch las er gelegentlich über Geschichte der Botanik und über die physiologischen Grundlagen der Morphologie und hielt seit 1874 in jedem Semester ein mikroskopisches Praktikum.

Zahlreich waren diejenigen Botaniker, die in seinem Laboratorium arbeiteten. Die ersten waren wohl Gr. Kraus und Millardet (schon in Bonn, resp. Freiburg). Aus der Zahl derer, die er nach Würzburg zog, seien genannt: Baranetzky, Brefeld, Fr. Darwin, Detlefsen, Elfving, W. Gardiner, Godlewski, Goebel, Hansen, Hauptfleisch, Klebs, H. Müller-Thurgau, Moll, Noll, Pedersen, Pfeffer, Prantl, Reinke, D. H. Scott, Stahl, Vines, De Vries, Marsh. Ward, Weber, Wortmann, Zimmermann. An seine Schüler stellte er vor allem die Anforderung, dass es ihnen mit der Wissenschaft ernst sei, Lässigkeit im Arbeiten duldete er nicht. Unselbständige Naturen wurden von ihm natürlich stark beeinflusst, aber sehr

viel weniger geschätzt, als solche, die auch ihm etwas bieten konnten. Mit zunehmender Kränklichkeit schloss er sich auch mehr ab; „ich fange jetzt an, wieder Privatschüler anzunehmen“, schreibt er einmal, „es macht mir aber wenig Freude. Mit 60 Jahren sollte jeder Professor eo ipso mit vollem Gehalt und Kollegienhonorar pensionirt werden; eine Akademie könnte man als Spital einrichten, ich würde aber nicht hineingehen“.

In seinem äusseren Aussehen bewährte sich die Behauptung, dass „wer etwas ist, auch darnach aussieht“. Die mächtig gewölbte Stirn, das edel geschnittene Gesicht liessen den Denker und Forscher sofort erkennen. Er sah, als ich ihn 1877 kennen lernte, sehr blühend aus,[1]) die kräftige stattliche Gestalt mit der fast nie verlöschenden Virginia-Cigarre bildete eine der am meisten charakteristischen und bekannten Erscheinungen Würzburgs. Auch später hat er sich in besseren Tagen ein merkwürdig frisches Aussehen bewahrt, trotz der tiefen Furchen, die das Leiden in sein Gesicht gegraben hatte; er war stets eine Erscheinung, die einen bedeutenden Eindruck machte.

Wie er selbst stets auf das Allgemeine hinstrebte, so suchte er auch seine Schüler zu allgemeineren zusammenfassenden Darstellungen zu veranlassen. Er selbst ist auch darin Meister gewesen. Es sei nur erinnert an seine Experimentalphysiologie, an sein in vier Auflagen erschienenes Lehrbuch, an seine Geschichte der Botanik und seine „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“. Obwohl ihm das Schreiben leicht fiel, war er in der Ausarbeitung doch sehr sorgfältig, meist wurden mehrere Entwürfe angefertigt, bis ihm die Darstellung genügte. Später hat er meist diktirt, so z. B. die „Vorlesungen“. Wie viel die moderne Botanik dem „Lehrbuch“ verdankt, wird der jüngeren Generation von Botanikern kaum noch verständlich sein.

Nach Schleiden's „Grundzügen“, die durch ihre Kritik sehr anregend wirkten, aber doch sehr subjectiv gefärbt und einseitig waren, auch in ihren späteren Auflagen mit der Wissenschaft nicht mehr fortschritten, war kein auch nur einigermassen auf der Höhe stehendes Lehrbuch erschienen. Das Sachs'sche Buch machte die Forschungen Nägeli's und Hofmeister's erst zum Gemeingut, es gab in ungemein klarer Darstellung und mit Anführung der Litteratur das Beste „nach dem gegenwärtigen Standpunkte der Wissenschaft“, wie es auf dem Titel heisst, namentlich auch des Verfassers eigene,

---

1) Das Bild, welches diesen Zeilen beigegeben ist, stammt, wenn ich mich recht erinnere, etwa aus dem Ende der 70er Jahre.

wichtige Forschungen auf physiologischem Gebiete. Die Darstellung wurde erläutert durch zahlreiche zum grössten Theile von ihm selbst herrührende Abbildungen, welche oft die Resultate mühsamer, langwieriger Untersuchungen waren. Diese Abbildungen sind unzähligemal reproducirt und sehr gegen seinen Wunsch zum Gemeingut geworden; man hielt es vielfach für ganz unnöthig, seine Erlaubniss zur Benützung der Figuren einzuholen, und das Erscheinen eines neueren Lehrbuchs, in welchem seine Figuren wieder in ausgedehnter Weise verwendet waren, entlockte ihm die bittere, aber berechtigte Bemerkung, ein Student, der dies Buch benütze, müsse glauben, er (Sachs) sei als Zeichner bei dem Verfasser angestellt gewesen. Die vielen Litteraturstudien, zu denen ein Lehrbuch nöthigt, wurden ihm schliesslich zur Last; er konnte sich zu einer fünften Auflage nicht entschliessen und schrieb desshalb in freierer Form der Darstellung seine Vorlesungen. Als das Buch, welches in seine ganze Persönlichkeit den besten Einblick gibt, möchte ich die Geschichte der Botanik bezeichnen. Dieses Werk, ein Theil der von der kgl. bayer. Akademie der Wissenschaften herausgegebenen Geschichte der Wissenschaften in Deutschland, war ursprünglich Nägeli übertragen gewesen, der aber bald zurücktrat. Sachs hat dies Buch fünf Jahre harter Arbeit gekostet. Es hat, wie jedes Menschenwerk, natürlich seine Einseitigkeiten und Mängel, aber die lichte Klarheit, die tiefe philosophische Bildung des Sachs'schen Geistes geben dem Ganzen einen unvergleichlichen Zauber.

Im Jahre 1890 erschien eine englische Uebersetzung dieses Werkes. Die Vorrede zu derselben ist in Deutschland wohl wenig bekannt geworden. Es mag für manchen von Interesse sein, wenn ich aus derselben — leider nur in Rückübersetzung, nicht in Sachs' eigenen Worten — Einiges anführe, da diese Vorrede in vieler Beziehung für ihn charakteristisch ist. — „14 Jahre sind verstrichen seit dem ersten Erscheinen dieses Werkes in Deutschland, eine Zeit, die in unserem rasch fortschreitenden Zeitalter meist hinreicht, um ein wissenschaftliches Werk veraltet erscheinen zu lassen. Wenn nun die Vorbereitung einer englischen Uebersetzung zeigt, dass competente Beurtheiler das Buch nicht als veraltet betrachten, so möchte ich dies zwei Ursachen zuschreiben. Zunächst ist meines Wissens seit 1875 kein anderes ähnliches Werk erschienen, so dass meines trotz seines Alters als die neueste Geschichte der Botanik betrachtet werden kann, sodann war es mein Bestreben, die historischen Thatsachen durch sorgfältiges kritisches Studium der älteren botanischen Litteratur

in den Originalwerken festzustellen, freilich auf Kosten einiger Jahre von Arbeitskraft und zum beträchtlichen Schaden meiner Gesundheit; Thatsachen aber verlieren nie ihren Werth, eine Wahrheit, die namentlich in England immer Anerkennung gefunden hat. Aber das vorliegende Werk ist nicht nur eine einfache Aufzählung der Namen von Botanikern und ihren Schriften, keine Liste der Daten botanischer Entdeckungen und Theorien, das lag meinem Plane, als ich ihn entwarf, ganz fern. Ich wollte im Gegentheil dem Leser ein Bild der Art und Weise geben, in welcher die ersten Anfänge wissenschaftlicher Untersuchung der Pflanzenwelt im 16. Jahrhundert in Verbindung mit der allgemeinen Cultur dieser Zeit entstanden, und wie allmählich durch die Geistesarbeit hervorragender Männer, die zuerst nicht einmal Botaniker hiessen, eine tiefere Einsicht in die Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzen, in ihre äussere Gestaltung und ihre innere Organisation und in die Lebens- oder physiologischen Vorgänge gewonnen wurde, die von jenen abhängen.

„Zur Erreichung dieses Zieles war es für mich vor Allem nothwendig ein klares Urtheil über den Einfluss, welchen die von den verschiedenen Autoren ausgesprochenen Ansichten und Principien auf die fernere Entwickelung der botanischen Wissenschaft gewonnen haben, zu gewinnen. . . . Ueber Fragen, die sich auf lange vergangene Zeiten beziehen, ist die Entscheidung der Sachverständigen meist längst gefällt, obwohl ich selbst zu meiner Ueberraschung fand, dass ältere Autoren Jahrhunderte hindurch als die Begründer von Anschauungen betrachtet wurden, die sie ausdrücklich als absurd zurückwiesen. . . .

„Eine ganz andere Sache ist es aber, wenn der Verfasser eines Buches wie das meinige es unternimmt, wie ich es aus gewichtigen Gründen, aber zugleich ungern gethan habe, die Werke von Forschern und Fachgenossen unserer eigenen Zeit zu beurtheilen, die auf ihre Generation einen lebendigen Einfluss ausüben. In diesem Fall kann sich der Verfasser nicht mehr auf das übereinstimmende Urtheil seiner Zeitgenossen berufen; er findet sie in Parteien getheilt und gehört selbst unwillkürlich zu einer Partei. Ein noch schwerer wiegender Umstand aber ist es, dass er selbst später vielleicht seinen Standpunkt ändert und zu einer tieferen Einsicht in den Werth der von ihm beurtheilten Werke gelangt; fortgesetztes Studium und reifere Jahre können ihm zeigen, dass er vor 15 oder 20 Jahren manche Dinge überschätzt, andere vielleicht unterschätzt hat, und Thatsachen, die man einst für sicher festgestellt hielt, können sich nun als incorrect herausgestellt haben. . . .

„Diese Bemerkungen beziehen sich indess nur auf zwei berühmte Schriftsteller auf dem Gebiete, mit dem es diese Geschichte zu thun hat. Hätte das Buch mit dem Jahre 1850 statt 1860 geschlossen, so würde ich es nicht nöthig gefunden haben, ihnen einen so hervorragenden Platz in demselben einzuräumen. Ihre Namen sind Charles Darwin und Karl Nägeli. Ich wünsche, dass jeder, der liest, was ich in diesem Buche über Charles Darwin geschrieben habe, beachten möchte, dass in ihm sich noch ein guter Theil von jugendlichem Enthusiasmus aus dem Jahre 1859 findet, in dem Darwin uns von dem unseligen Dogma von der Constanz der Arten befreite. Darwin's spätere Schriften haben mir nicht dasselbe Gefühl eingeflösst. Ebenso war es mit Nägeli. Er war wie Hugo von Mohl einer der ersten deutschen Botaniker, welche die exakte Denkmethode, die schon lange in der Physik, Chemie und Astronomie geherrscht hatte, in die Botanik einführten; aber die Untersuchungen der letzten zehn oder zwölf Jahre haben leider gezeigt, dass Nägeli's Methode auf Thatsachen angewendet wurde, die als Thatsachen ungenau beobachtet waren. Darwin sammelte aus der Litteratur unzählige Thatsachen zur Stütze einer Idee, Nägeli wandte seine strenge Logik an auf Beobachtungen, die zum Theil unzuverlässig waren. Die Verdienste jedes dieser beiden Männer um die Wissenschaft sind und bleiben anerkannt, aber meine Schätzung ihrer Bedeutung für den Fortschritt derselben würde jetzt wesentlich von dem in meiner Geschichte der Botanik Gesagten abweichen. Zugleich freue ich mich, sagen zu dürfen, dass ich die Verdienste bedeutender Männer zuweilen überschätzt haben mag, sie aber mit Wissen nie unterschätzt habe."

Wenn ich es nun weiter versuche, die wissenschaftliche Bedeutung von Sachs in kurzen Zügen zu charakterisiren, so bin ich mir der Schwierigkeit dieser Aufgabe wohl bewusst. Seine Thätigkeit ist eine so umfassende gewesen, durch seine Lehrbücher sind die Resultate seiner Forschung vielfach so zum Gemeingut geworden, dass es nicht leicht ist, das, was er der Wissenschaft gegeben hat, kurz hervorzuheben. Man müsste eigentlich eine Geschichte der Botanik etwa von 1860 ab schreiben, um seine Verdienste ganz zu würdigen. Dazu ist hier weder der Ort, noch fühle ich mich einer solchen Aufgabe gewachsen. Dass er kein einseitiger Physiologe gewesen ist, zeigt schon das oben Mitgetheilte, und er war sich dessen wohl bewusst. „Es wird Sie vielleicht überraschen", schreibt er einmal, „dass mich die Geheimnisse der Verwandtschaft (vulgo Systematik) seit meiner

Jugend weit mehr interessirt haben, als die der Biologie und Physiologie. Letztere habe ich äusserlich als Fachwissenschaft betrieben, weil ich immer der Meinung war, dass die letzten Probleme der Systematik nur auf physiologischem Wege zu lösen sind". Wie das gemeint ist, geht namentlich aus seinen letzten Abhandlungen auf das Deutlichste hervor.

Für fast jeden bedeutenden Forscher gilt wohl übrigens mehr oder weniger das, was de Bary über Mohl sagt (Bot. Zeitung 1872 pag. 572). „Für eine Menge Entdeckungen, die wir Mohl verdanken, kann man ihm mit Recht die Priorität bestreiten, wenn dieser Ausdruck den Anspruch bezeichnet, eine Sache zuerst wahrgenommen oder darüber gesprochen zu haben . . . . die klare sichere Kenntniss ist aber der vollendeten Beobachtung Mohl's zu danken"; nur handelt es sich bei Sachs vielfach nicht einfach um Beobachtung von Thatsachen, auf die Mohl im Wesentlichen sich beschränkte, sondern um die Hervorhebung der Bedeutung derselben für die Gesammtheit unseres Wissens, um die Einordnung von Beobachtungen in das Gesammtgebäude der Wissenschaft, was er für besonders wichtig hielt. „Ich erfahre an Ihrem Buche von Neuem, um wie viel verdienstlicher es ist, ein umfassendes Gebiet quellenmässig und von höherem Standpunkte zu bearbeiten, als immer und immer wieder nur Beiträge zu liefern, die ja auch verdienstlich sind, aber doch nur wie Feldsteine gegen Meilensteine sich ausnehmen!"

Sachs ist am bekanntesten und berühmtesten als Begründer der modernen Pflanzenphysiologie geworden, und so sei auf seine physiologischen Arbeiten zunächst hingewiesen. „Meine ältesten Aufsätze", schrieb er einmal, „fielen in eine Zeit, wo es Pflanzenphysiologie einfach nicht gab; ich selbst war völlig Autodidakt, daher ist vieles davon unvollkommen, zumal die Form der Darstellung". Trotzdem sind auch diese älteren Arbeiten von grosser Bedeutung geworden. Zunächst sind die Arbeiten über die chemische Physiologie zu nennen. Die Untersuchungen von Ingenhouss, Th. de Saussure, Liebig, Boussingault u. a. hatten bekanntlich das Fundament geliefert, auf dem in Verbindung mit den Resultaten der Pflanzenanatomie eine genauere Einsicht in die Stoffwechselerscheinungen aufzubauen war. Sachs war es, welcher zuerst nachwies, „dass die Stärke im Chlorophyll nicht nur eine secundäre Einlagerung ist, sondern dass sie als das Produkt der assimilirenden, durch das Licht vermittelten Thätigkeit der Chlorophyllkornsubstanz zu betrachten sei, dass sie hier aus ihren entfernteren Bestandtheilen gebildet und von hier aus zu

den wachsenden Knospentheilen und zu den Reservestoffe aufspeichernden Geweben hingeleitet wird“,[1]) — eine Errungenschaft, auf deren fundamentale Bedeutung heutigentages nicht mehr hingewiesen zu werden braucht.

Die Stärkebildung hat ihn auch später vielfach beschäftigt. Er ersann eine einfache Methode für die quantitative Bestimmung der Stärkeassimilation und lieferte durch die Ausdehnung der „Jodprobe“ auf ganze Blätter resp. Blatttheile ein ausserordentlich einfaches und lehrreiches Demonstrationsmittel.

Seine Verdienste um die Ausbildung der Kultur der Pflanzen in wässerigen Nährlösungen sind bekannt genug. Sie zogen ihm einen heftigen Angriff Knop's zu, der ihn mit Recht tief gekränkt hat; jetzt ist es ja einer der elementarsten Versuche der Pflanzenphysiologie, eine Pflanze vom Keimstadium bis zur Samenbildung nur durch Darreichung von Nährstofflösungen zu erziehen, damals wurde behauptet, die betreffenden, bis zur Fruchtreife gediehenen Maispflanzen seien erst nachträglich in die Nährstofflösungen gesetzt worden!

Nebenbei fand er auch die interessante Thatsache, dass durch die Wurzeln polirte Marmorplatten corrodirt werden können, was für das Verständniss der Wurzelthätigkeit wichtig war. Ein noch vollständig brachliegendes Gebiet bebaute er in den seit dem Ende der 50er Jahre angestellten Untersuchungen, welche durch mikroskopische Prüfung und vor Allem die Anwendung mikrochemischer Methoden die Wanderungen, chemischen Veränderungen und den schliesslichen Verbrauch der Reservestoffe bei dem Wachsthum der Organe kennen lehrten. Diese Untersuchungen sind gleichfalls von fundamentaler Bedeutung gewesen, und waren es auch, die ihn, wie er selbst hervorhob, zuerst auf den Gedanken hinleiteten, dass die Chlorophyllkörner die wahren Organe der Assimilation seien. Es sei an die klassischen Abhandlungen über die Keimung der Dattel, der Gräser, das Inulin u. a. hier nur kurz erinnert.

In späteren Jahren betheiligte er sich an dem Ausbau der Stoffwechsellehre nicht mehr durch eigene Untersuchungen. Andere Fragen hatten unterdessen sein Interesse in Anspruch genommen. Zunächst seien seine (auch noch in seiner ersten Zeit ausgeführten) Untersuchungen über Wärmewirkungen hervorgehoben. Die Erscheinungen des Erfrierens waren lange Zeit keiner exakten Untersuchung unterworfen worden,

---

1) Gesammelte Abhandlungen pag. 335.

die Sachs'sche Arbeit schuf auch hier klare Fragestellung und brachte ein tieferes Eindringen in das Problem. Wichtiger noch waren die „Physiologischen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur". Denn hier wurde das Gesetz der „drei Kardinalpunkte" festgestellt, und für einen derselben die Bezeichnung Optimum eingeführt, die sich auch in anderen Gebieten der Naturwissenschaften eingebürgert hat. Diese Untersuchungen wurden mit den einfachsten Mitteln, nicht etwa in einem botanischen Institut, sondern in seiner Wohnung in Prag ausgeführt. Es kam ihm dabei grosses manuelles Geschick und die Fähigkeit, einfache, aber für seine Zwecke höchst geeignete Apparate zu ersinnen, zu statten.

In Fleisch und Blut der Physiologie übergegangen ist auch der Nachweis, dass es bei reizbaren Organen vorübergehende Kälte- und Wärmestarre gibt, und von grossem Interesse war auch die Feststellung der Thatsache, dass zum Ergrünen von höheren Pflanzen nicht nur Licht, sondern auch gleichzeitig eine hinreichend hohe Temperatur nothwendig ist.

Aus der Untersuchungsreihe, die in den „Gesammelten Abhandlungen" als die „Ueber Lichtwirkungen" zusammengestellt ist, möchte ich zunächst nur auf die Abhandlung „Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane" hinweisen.

Die Abhängigkeit der Zellenbildung und der Organbildung vom Lichte wird hier zum erstenmale einer eingehenden Untersuchung unterzogen; es wurde unter anderem gezeigt, dass die Neubildung von Wurzeln in manchen Fällen direct vom Lichte begünstigt wird, es wurde aus Wigand's Angaben der Schluss gezogen, dass bei Farnprothallien das Licht die Dorsiventralität bestimmt, und die Etiolirungserscheinungen, die auch jetzt noch so viel Räthselhaftes bieten, genauer verfolgt. Für Sachs besonders wichtig wurde aber die Untersuchung über die Wirkung des Lichtes auf die Blüthenbildung unter Vermittelung der Laubblätter, weil sie den Ausgangspunkt für seine spätere Theorie von „Stoff und Form" bildete. Sie zeigte ihm, dass die belaubten Pflanzen (von Tropaeolum, Brassica u. s. w.) im Finstern fortfahren, etiolirte Stammtheile und Blätter zu produciren, „deren Masse gewiss hinreichen würde, einige neue Blüthen hervorzubringen, wenn es eben nur auf die Masse der Bildungssubstanz und nicht auch auf ihre besondere Qualität ankäme", eine Thatsache, die ihn später zu der Theorie der spezifisch organbildenden Stoffe führte. Die Blüthenbildung erwies sich direct oder

indirect als abhängig vom Lichte, insofern als durch die Assimilationsthätigkeit der Blätter am Licht die Stoffe gebildet werden, welche zur Blüthenbildung geeignet sind; eine später ausgeführte Untersuchung „Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blüthenbildung“ sucht diesen Vorgang noch näher zu präcisiren.

Auch die Wirkungen farbigen Lichtes auf Pflanzen betreff der Assimilation und der heliotropischen Krümmungen etc. fand bald nachher eine eingehende Würdigung. Sachs führte die so einfache und bequeme Methode der „Gasblasenzählung“ ein und kam zu dem — neuerdings bekanntlich wieder in Frage gestellten — Resultat, dass die sogenannten chemischen Strahlen bei der Sauerstoffabscheidung sehr wenig oder fast nichts leisten.

Vielfach angegriffen wurden die Anschauungen, zu denen er durch seine Arbeiten „Ueber Bewegungen des Wassers in Pflanzen“ gelangt war. Aber auch wenn man die Imbibitionstheorie verwirft, darf man nicht vergessen, wie viele werthvolle Thatsachen seine Thätigkeit auf diesem Gebiete ergeben hat. Die Bedingungen der Transpiration durch die chemische und physikalische Beschaffenheit des Bodens, die retardirende Wirkung von Salzlösungen, niederen Temperaturen etc. wurde festgestellt, die Lithiummethode zur Messung von Geschwindigkeit des Transpirationsstromes benützt, und auf die tief einschneidende Bedeutung der Transpiration für das Leben der meisten Pflanzen hingewiesen.

Eine weitere mühsame und langwierige Untersuchungreihe war den Wachsthumserscheinungen und den Reizbewegungen gewidmet. In ersterer Hinsicht sei hervorgehoben die Construction der ersten Auxanometer, die graphische Darstellung der Beobachtung und die Erkennung der „grossen Wachsthumsperiode“. Die Untersuchung über Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln prüfte zum ersten mal eingehend die Factoren, welche die gesetzmässige Ausbreitung des Wurzelsystems im Boden bedingen, und stellte die Wachsthumsvertheilung bei den Wurzeln fest, sowie die „Correlation“ zwischen Haupt- und Nebenwurzeln. Ausserdem enthält die sehr ausführliche Abhandlung eine Fülle von Einzelbeobachtungen; die klare durchsichtige Darstellung macht die Lektüre einer Sachs'schen Abhandlung selbst da zu einem Genusse, wo er sehr in das Einzelne zu gehen sich genöthigt sieht.

Die Erscheinung des „Hydrotropismus“ (der Name rührt von Sachs her) war früher schon gelegentlich beobachtet worden, Sachs hat sie als Reizerscheinung bezeichnet, auf ihre Bedeutung hingewiesen und auch

hier durch einen einfachen Apparat die Beobachtung erleichtert; das „hängende Sieb“ ist jetzt ebenso wie Auxanometer und Klinostat wohl in allen botanischen Instituten zu finden. Ein wie bedeutender Fortschritt für viele Untersuchungen durch die Einführung des Klinostaten gegeben war, bedarf keiner Hervorhebung.

Die „Tropismen“ haben ihn ausserordentlich viel beschäftigt. Während er in der Experimentalphysiologie unter dem Einflusse Hofmeister's noch zu einer äusserlich-mechanischen Auffassung derselben neigte, hat er dieselbe später ganz überwunden. Seinen Standpunkt kennzeichnen wohl am besten seine eigenen Worte. „Auch ich hätte gegen den Ausdruck „Lebenskraft“ nichts einzuwenden und habe dies schon gelegentlich in der „Geschichte der Botanik“ angedeutet. Doch ist das Wort verpfuscht und verpönt durch Missbrauch. Ich sage daher, um meine Auffassung der Lebewelt zu bezeichnen: wo die Mechanik, Physik und Chemie der Organismen aufhört, da fängt die wahre Physiologie erst an, in ihr Recht zu treten; ja ich gehe noch weiter und behaupte, dass einst die Zeit kommt, wo man die innerste Grundlage aller Naturwissenschaften (so zu sagen was Goethe „die Mütter“ nannte) in der Physiologie finden wird.“ Dass diese „vitalistische“ Auffassung ihn nicht hinderte, höchst eingehend den Verlauf der bei den Tropismen sich abspielenden Bewegungserscheinungen zu verfolgen, die „Nachwirkungen“ festzustellen und viele andere werthvolle Einzeluntersuchungen vorzunehmen, ist bekannt genug. Wenn er auf Theorien auch grossen Werth legte, so war er sich des vergänglichen Charakters derselben doch wohl bewusst, und ich möchte annehmen, dass er z. B. an seiner Theorie des Heliotropismus in den letzten Jahren nicht mehr so fest gehalten hat, wie früher. Es wird bei Erwähnung der Abhandlung über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile noch darauf zurückzukommen sein.

Zunächst seien indess die Abhandlungen über die Beziehungen zwischen Zellbildung und Wachsthum hervorgehoben, die meines Erachtens mit zu seinen glänzendsten Leistungen gehören. Unter dem Einfluss der Nägeli'schen Scheitelzellarbeiten waren in der Botanik unzählige Arbeiten entstanden, welche sich mit den Anordnungsverhältnissen der Zellen befassten. Es war diese Richtung vielfach zu dem ausgeartet, was man nicht mit Unrecht als „Zellfängerei“ bezeichnet hat, man sah vor lauter Zellen die ganzen Pflanzen und ihre Organe nicht mehr und nahm mehr oder minder ausgesprochen an, das Wachsthum werde bestimmt durch die Art und Weise der Zelltheilung, etwa wie die Gestalt eines Bauwerkes bestimmt wird durch

die Art und Weise, wie die einzelnen Bausteine aneinander gefügt werden.

Hofmeister's geniale, aber nicht hinreichend begründete gegentheilige Auffassung hatte kaum einen Erfolg, es kümmerten sich nur wenige Botaniker darum. Erst Sachs hat in seiner gewohnten klaren Weise und mit Zuhilfenahme von einfachen Constructionen die Beziehungen der Zellenanordnung zum Wachsthum klargelegt. Letzteres ist ihm der bestimmende Factor, die Zellenanordnung hängt ab vom Wachsthum; es war nun klar, warum z. B. Querschnitte durch cylindrische Zellkörper von Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftsgruppen dasselbe Bild der Zellenanordnung darbieten können, wie die Keimscheibe einer Alge oder die Zellfläche eines Haares einer Dikotyle. Die Einführung der Ausdrücke „Antikline und Perikline" gestatteten ein kurze, treffende Orientirung und erleichterten die Verfolgung der Veränderung der Zellenanordnung wie sie beim Wachsthum vielfach vor sich geht. Eine grosse Gruppe von Thatsachen war unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt gebracht und nicht nur die Bahn für weitere Forschungen über die Ursachen der Zellenanordnung geebnet, sondern auch für entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen bei scheitelzelllosen Organen ein wichtiger Anhaltspunkt gegeben.

Die Wandlungen, welche der Zellbegriff allmählich durchgemacht hatte, haben zu einer gänzlichen Verschiebung der ursprünglichen Bedeutung geführt. Dies veranlasste ihn, dem klare und dabei historisch gerechtfertigte Bezeichnungen ein Bedürfniss waren, zur Einführung des Begriffes „Energide". Meiner Ansicht nach hat er damit der Wissenschaft einen guten Dienst geleistet. Es war ihm eine grosse Genugthuung, dass seine Ausführungen vonseiten hervorragendster Histiologen (z. B. Kupffer) Beifall fanden, es tröstete ihn dies darüber, dass vonseiten der Botaniker, wie in anderen Fällen, man, statt die allgemeine Seite der Neuerung zu prüfen, vielfach nur eifrig nach Fällen suchte, wo sie nicht passe. Die Zeit wird aber sicher kommen, wo man es allgemein als widersinnig betrachten wird, eine Caulerpa z. B. als eine „einzellige" Pflanze zu bezeichnen, und Sachs war es eben darum zu thun, die Terminologie dem Fortschreiten der Kenntnisse anzupassen. Dass jede Bezeichnung nur ein Mittel ist, sich allgemein zurecht zu finden und schliesslich keine absolute Giltigkeit beanspruchen kann, war ihm selbstverständlich, das Kleben an Einzelnheiten aber widerwärtig.

Die Abhandlung über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile kann

uns überleiten auf ein Gebiet, das ihm in seinen letzten Jahren am meisten am Herzen lag, das der physiologischen oder causalen Morphologie.

In der genannten Abhandlung handelte es sich um den Zusammenhang zwischen Struktur (im weitesten Sinne des Wortes) und Richtung der Organe; es wurden die Begriffe orthotrop und plagiotrop eingeführt und namentlich auf die unter der Herrschaft der Spiraltheorie lange vernachlässigten dorsiventralen Gebilde hingewiesen. Dabei handelte es sich ihm nicht um die rein formalen Verhältnisse, sondern um die causalen Beziehungen zwischen orthotropem Wuchs und radiärem Bau, zwischen plagiotropem Wuchs und dorsiventraler Struktur. Die theoretischen Ausführungen über den Plagiotropismus würde Sachs, wie ich glaube, später geändert haben; sie stehen unter der Nachwirkung von Vorstellungen, die er selbst, wie man dem Texte anmerken kann, wohl nicht mehr für so fest begründet hielt, wie früher. Aber sehen wir von diesen Fragen, über die ja auch jetzt noch die Anschauungen getheilt sind, ab, so finden wir in dieser Abhandlung Ideen, die namentlich auch in der Morphologie nachwirken.

Als „Morphologe“ ist Sachs thätig gewesen einerseits in einigen Specialarbeiten aus seiner ersten Zeit, andererseits in seinen Lehrbüchern und dann in seinen letzten allgemeinen Abhandlungen.

Die beiden Abhandlungen über Collema[1]) und Crucibulum zeigen ihn auf dem Gebiete der Kryptogamen thätig; er war es auch, der in seinem Lehrbuch die Schwendener'sche Flechtentheorie vertrat, zu einer Zeit, wo der vorsichtige De Bary (in seiner Kritik der 2. Auflage des Lehrbuchs) das noch für sehr bedenklich hielt. Mit besonderer Vorliebe ist auf Grund eingehender eigener Untersuchungen das Gebiet der Archegoniaten im Lehrbuche behandelt. Seine so abfällig kritisirte Gruppirung der Thallophyten (in der 4. Auflage des Lehrbuchs) hat die Genugthuung erfahren, dass in unseren Tagen wieder manche Autoren sich ihr genähert haben.

Indess derartige Einzelnheiten, die bei anderen ein Menschenleben ausfüllen, lagen ihm weniger am Herzen als der allgemeine Standpunkt. Er hat gegen die idealistische Morphologie schon in den ersten Auflagen seines Lehrbuchs, zu einer Zeit, wo sie noch die herrschende war, Front gemacht, und in einem geradezu klassischen

---

1) Er kommt hier der späteren Flechtentheorie schon sehr nahe, indem er sagt, dass es aussehe, als ob in der Nostocgallerte sich ein parasitischer Pilz angesiedelt hätte, glaubte indess, dass die Nostoc-Heterocysten zu Pilzfäden auswachsen könnten.

Abschnitt seiner „Geschichte“ die Fundamente blossgelegt, auf denen diese Richtung sich aufbaute.

Ein zweiter Gegner, den er in seinen „Principien“ eingehend zu bekämpfen dachte, war der Darwinismus. „Mir genügt einstweilen, dass wir die Constanz der Arten los sind, dass wir aus guten Gründen eine Fortentwicklung annehmen dürfen. Wie aber diese letztere zu denken sei, ist absolut unklar. Darum sage ich, das natürliche System ist nur durch Descendenz erklärlich; wie diese zu erklären ist, weiss niemand. Ich nehme die Descendenz für eine Thatsache, wie die Gravitation; aber auch diese ist absolut unerklärt.“ Seiner ganzen Weltauffassung widerstrebte „die Rohheit des Materialismus“, den er im Darwinismus zu finden glaubte; „wenn meine „Principien“ auch keinen Anklang finden, was ich erwarte, für mich haben sie das Gute, mir zu zeigen, dass der ganze Darwinismus für die Causalitätsauffassung der Natur durchaus entbehrlich ist. Eine entbehrliche Theorie aber ist gerichtet.“

Eine solche causale Auffassung aber suchte er zu erreichen zunächst durch seine Theorie organbildender Stoffe, welche die Formverschiedenheit der Organe abhängig erscheinen lässt von ihrer materiellen Substanzverschiedenheit, eine Anschauung, die in seinen oben angeführten Untersuchungen über die Abhängigkeit der Blüthenbildung von der Ernährungsthätigkeit der Blätter ihren Ursprung nahm. Damit war namentlich für die experimentelle Morphologie eine theoretische Basis gewonnen; Missbildungen, Gallen u. s. w. liessen sich auf bestimmte stoffliche Veränderungen zurückführen, und die Annahme, dass „sprossbildende Substanzen“ nach dem Sprossvegetationspunkt hin wandern, wurzelbildende nach dem Wurzelsystem hin, erklärte ihm in ungezwungener Weise die bei der Regeneration zu beobachtenden Thatsachen. Dass es sich auf einem so schwierigen Gebiete zunächst mehr um Bilder, um allgemeine Anschauungen als um ins Einzelne ausgearbeitete Theorien handeln kann, ist klar. Jedenfalls aber sind die Sachs'schen Anschauungen fruchtbarer als das Nägeli'sche Idioplasma; er selbst hat auf Grund derselben eine Anzahl experimentell morphologischer Arbeiten ausgeführt.

Schon vor dem Weismann'schen Keimplasma gelangte er zu der Vorstellung über die Continuität der embryonalen Substanz. „Das, was sich seit dem Beginn des organischen Lebens auf der Erde continuirlich immerfort in dem ewigen Wechsel aller Gestaltungen, in dem beständigen Wechsel von Leben und Tod lebendig erhalten und sich immerfort regenerirt hat, das ist die embryonale Substanz

der Vegetationspunkte, die in bestimmten Fällen sich in männliche und weibliche differenzirt, um sich dann wieder zu vereinigen."

Die Mannigfaltigkeit der Pflanzenformen wurde ihm verständlich aus der phylogenetischen, morphologischen Differenzirung einerseits — die er aber als ein „absolutes Geheimniss" betrachtete —, und aus der Reaction der allgemeinen Pflanzensubstanz gegen äussere Reize (Automorphose und Mechanomorphose) andererseits. Anpassung im Sinne Darwin's hielt er für durchaus entbehrlich, worin er ja mit Nägeli übereinstimmt. In seinen letzten Arbeiten, den in dieser Zeitschrift veröffentlichten physiologischen Notizen[1]) hat er seine Anschauungen in fesselnder Form dargelegt. Das in seinem Nachlass gefundene Manuskript, „Principien vegetabilischer Gestaltung" ist Prof. Noll zur Herausgabe übergeben worden.

Die vorstehenden Zeilen geben nur ein dürftiges Bild von der so überreichen wissenschaftlichen Arbeit des Verewigten, es ist als ob man an dem Instrumente, das ein grosser Künstler gespielt hat, einzelne Saiten hätte ertönen lassen.

Von seinem Leben kann man mit dem Psalmisten wirklich sagen „wenn es köstlich gewesen ist, ist es Mühe und Arbeit gewesen". Aber es hat reiche Frucht getragen, sein Name ist für immer mit der Geschichte der Botanik verknüpft. Er hat diese Wissenschaft bereichert durch Auffindung neuer wichtiger Thatsachen und Gedanken und durch sein ausgezeichnetes Darstellungstalent. Nicht alle seine Auffassungen werden, wie dies in der Natur der Sache liegt, von Bestand bleiben, alle aber haben sie seine Zeitgenossen mächtig beeinflusst. Auch in jedem anderen Berufe aber würde Sachs sich zu der ersten Reihe emporgehoben haben; alle Einseitigkeit und beschränktes Fachwissen war ihm fremd. Noch in seinen letzten Lebensjahren hat er eifrig paläontologische und zoologische Studien getrieben „lernen möchte ich, immer lernen" schreibt er in einem Briefe. Trotz seiner vielen Arbeit war er einer der wenigen modernen Menschen, die noch Briefe schreiben können; sein geistreicher, oft drastischer, stets klarer und entschiedener Stil kam hier besonders zur Geltung.

Und doch sind diese Briefe in den letzten 15 Jahren fast Ein langer Krankenbericht. — Der Tod, den er in den letzten Jahren mehrmals nahe glaubte, hat ihn sanft zur letzten Ruhe geführt.

---

1) Eine Sonderausgabe derselben wird in Kurzem erscheinen.

Schriftenverzeichniss.

Vorbemerkung. Das folgende Verzeichniss ist mit Hilfe des von der Royal Society herausgegebenen „catalogue of scientific papers“ (der aber nur bis zum Jahre 1874 geht) zusammengestellt. Es sind in dasselbe auch die in der Zeitschrift „Ziva“ erschienenen, mir unbekannt gebliebenen Artikel aufgenommen, welche, wie es scheint, in czechischer Uebersetzung erschienen.

I. Selbständig erschienene Schriften.

1. Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Untersuchungen über die allgemeinsten Lebensdedingungen der Pflanzen und die Functionen ihrer Organe (als vierter Band des Handbuchs der physiologischen Botanik, in Verbindung mit A. de Bary, Th. Irmisch, N. Pringsheim und J. Sachs herausgegeben von Wilh. Hofmeister). Mit 50 Holzschnitten. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann, 1865.
2. Lehrbuch der Botanik, nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft bearbeitet von Dr. Julius Sachs. 1. Aufl. 1868, 2. Aufl. 1870, 3. Aufl. 1872, 4. Aufl. 1874. (Mehrfach in fremde Sprachen, z. B. das Französische und Englische, übersetzt.)
3. Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860. (Geschichte der Wissenschaften in Deutschland.) Auf Veranlassung und mit Unterstützung Seiner Majestät des Königs von Bayern Maximilian II. herausgegeben durch die historische Kommission bei der Kgl. Akademie der Wissenschaften. Neuere Zeit. 15. Band. München, Verlag von R. Oldenburg, 1875.
4. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie von Julius Sachs. 1. Aufl. 1882, 2. Aufl. 1887 (in das Englische übersetzt). Leipzig, Wilh. Engelmann.
5. (Von ihm herausgegeben.) Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Würzburg, herausgegeben von Prof. Dr. Julius Sachs. Erster Band, enthaltend Abhandlungen aus den Jahren 1871 bis 1874, Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann, 1874. Zweiter Band, enthaltend Abhandlungen aus den Jahren 1878 bis 1882, Leipzig 1882. Dritter Band, enthaltend Abhandlungen aus den Jahren 1884 bis 1888, Leipzig 1888.
6. Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. 2. Bd.
   1. Band, Abhandlung I—XXIX, vorwiegend über physikalische und chemische Vegetationserscheinungen. Leipzig, W. Engelmann, 1892.

II. In Zeitschriften und Universitätspublicationen erschienen.

1. Der Flusskrebs. Ziva, 1853, 71—83.
2. Ueber das Wachsthum der Pflanzen. Ziva, 1853, pp. 139—146, 229—236, 293—304, 336—343.
3. Dinotherium gigantheum, gefunden bei Abtsdorf unweit von Böhm. Trübau. Ziva, 1853, pp. 317—318.
4. Moose (Musci und Hepaticae). Ziva, 1894, pp. 42—54.
5. Farrenkräuter. Ziva, 1854, pp. 111—121.
6. Equisetaceen, Rhizocarpeen und Licopodiaceen. Ziva, 1854, pp. 207—219.
7. Wachsthum der Baumstämme. Ziva, 1854, pp. 303—308.
8. Metamorphose der Pflanzen. Ziva 1854, pp. 277—289.

9. Coniferen. Ziva, 1854, pp. 361—373.
10. Zur Entwickelungsgeschichte der Collema bulbosum, Ach. (1853). Botan. Zeitung XIII, 1855, col. 1—8.
11. Morphologie des Crucibulum vulgare, Tulasne. Botan. Zeitung XIII, 1855, col. 833—845, 849 - 861.
12. Traubenkrankheit. Ziva, 1885, pp. 19—25.
13. Blüthen. Ziva, 1855, pp. 83—91.
14. Morphologie der Blüthen. Ziva, 1855, pp. 115—123.
15. Palmen (Palmae). Ziva, 1885, pp. 117—189, 241—251, 266—270.
16. Morphologie der Blätter. Ziva, 1855, pp. 295—303.
17. Haschisch. Ziva 1855, pp. 325 - 333.
18. Gramineae. Ziva IV, 1856, pp. 148 - 171.
19. Liliaceae. Ziva IV, 1856, pp. 233—252.
20. Excretionen auf der Oberfläche der Pflanzen. Ziva IV, 1856, pp. 355—366.
21. Ueber das Bewegungsorgan und die periodischen Bewegungen der Blätter von Phaseolus und Oxalis. Botan. Zeitung XV, 1857, col. 793—802, 809—815.
22. Ueber die Ursache der Lichtwendungen der Pflanzen. Lotos VII, 1857, pp. 154—164.
23. Ueber eine Methode, die Quantitäten der vegetabilischen Eigenwärme zu bestimmen. Wien, Sitz.-Ber. XXVI, 1857, pp. 326—331.
24. Ueber die gesetzmässige Stellung der Nebenwurzeln der ersten und zweiten Ordnung bei verschiedenen Dicotyledonen-Gattungen. Wien, Sitz.-Ber. XXVI, 1857, pp. 331—344.
25. Ueber das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen. Botan. Zeitung XVII, 1859, pp. 177—183, 185—188.
26. Ueber das abwechselnde Erbleichen und Dunkelerwerden der Blätter bei wechselnder Beleuchtung. Leipzig, Berichte d. Kgl. S. Ges. d. Wiss. XI, 1859, pp. 226—240.
27. Ueber das Vorhandensein eines farblosen Chlorophyll-Chromogens in Pflanzentheilen, welche fähig sind, grün zu werden. Lotos IX, 1859, pp. 6—14.
28. Ueber einige neue mikroskopisch-chemische Reactionsmethoden. Wien, Sitz.-Ber. XXXVI, 1859, pp. 5—36.
29. Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne (Phaseolus multiflorus). Wien, Sitz.-Ber. Akad. XXXVII, 1859, pp. 57—119.
30. Bemerkungen zu einer Abhandlung des Hrn. Dr. Jos. Böhm: „Ueber den Einfluss der Sonnenstrahlen auf die Chlorophyllbildung und das Wachsthum der Pflanzen überhaupt (1859). Botan. Zeitung XVIII, 1860, pp. 29—36.
31. Physiologische Mittheilungen verschiedenen Inhalts. Botan. Zeitung XVIII, 1860, pp. 113—119, 121—126—253 - 257, 261—268.
32. Crystallbildung bei dem Gefrieren, und Veränderung der Zellhäute bei dem Aufthauen saftiger Pflanzentheile. Leipzig, Berichte XII. 1860, pp. 1—50.
33. Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Pringsheim, Jahrb. für wiss. Botanik II, 1860, pp. 338—377.
34. Bemerkungen zu der Abhandlung des Hrn. Dr. Knop: „Ueber die bei Vegetationsversuchen bisher befolgten Untersuchungsmethoden". Erdm. Journ. Prak. Chem. LXXXII, 1861 (Abth. 2), pp. 372—380.
35. Ueber die Durchleuchtung der Pflanzentheile (1860). Wien, Sitz.-Ber. XLIII, 1861 (Abth. 2) pp. 265—281.

36. Untersuchungen über das Verhalten von Stärke, Zucker und eiweissartigen Stoffen, bei der Entwiekelung der Maispflanze. Annal. Landwirths XXXIX, 1862, pp. 181—220, 406—429.
37. Zur Keimungsgeschichte der Gräser. Botan. Zeitung XX, 1862, pp. 145—151.
38. Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Botan. Zeitung XX, 1862, pp. 241—246, 249—252.
39. Ueber saure, alkalische und neutrale Reaetion der Säfte lebender Pflanzenzellen. Botan. Zeitung XX, 1862, pp. 257—265.
40. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. Botan. Zeitung XX, 1862, pp. 365—373.
41. Zu Nägeli's Abhandlung: „Ueber die Wirkung des Frostes auf die Pflanzenzellen." Flora XLV, 1862, pp. 17—26.
42. Ergebnisse einiger neuerer Untersuehungen über die in Pflanzen enthaltene Kieselsäure. Flora XLV, 1862, pp. 33—38, 49—55, 65—71.
43. Uebersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Clorophyll. Flora XLV, 1862, pp. 129—137, 161—170, 177—186, 209—221.
44. Mikroehemische Untersuehungen. Flora XLV, 1862, pp. 289—301, 313—320, 326—336.
45. Ueber das Vergeilen (Etioliren, etiolement) der Pflanzen. Rheinl. und Westphäl. Sitzungsber. XIX, 1862, pp. 163—166.
46. Ueber die Entstehung der Stärke in den Blättern. Annal. Landw. XLI, 1863, pp. 20—45.
47. Ueber die Keimung des Samens von Allium eepa. Botan. Zeitung XXI, 1863, pp. 57—62, 65—70.
48. Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. Botan. Zeitung XXI, 1863 (Suppl.).
49. Ueber die Leitung der plastisehen Stoffe dureh versehiedene Gewebeformen. Flora XLVI, 1863, pp. 33—42, 49—58, 65—74.
50. Ergebnisse einiger neuerer Untersuchungen über die in Pflanzen enthaltene Kieselsäure. Flora XLVI, 1863, pp. 113—117.
51. Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls. Flora XLVI, 1863, pp. 193—204, 214—220.
52. Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglieher und reizbarer Pflanzenorgane. Flora XLVI, 1863, pp. 449—459, 465—472, 481—489, 479—506.
53. Ueber die Stoffe, welche das Material zum Waehsthum der Zellhäute liefern. Jahrb. für wiss. Botanik, III, 1863, pp. 183—258.
54. Ueber physiologisehe Verhältnisse der Chlorophyllkörner. Rheinl. u. Westphäl. Sitzungsber. XX, 1863, pp. 186—188.
55. Ueber den Einfluss der ehemischen und physikalisehen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pflanzen. Dresden, Landwirth. Versuchs-Stat. I, 1859, pp. 203—240.
56. Wurzelstudien. Dresden, Landwirth. Versuchs-Stat. II, 1860, pp. 167—201.
57. Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Dresden, Landwirth. Versuehs-Stat. II, 1860, pp. 167—201.
58. Vegetationsversuche mit Ausschluss des Bodens über die Nährstoffe und sonstigen Ernährungsbedingungen von Mais, Bohnen und anderen Pflanzen. Dresden, Landwirth. Versuehs-Stat. II, 1860, pp. 219—268, III, 1861, pp. 30—44.
59. Betraehtungen über das Verhalten einiger assimilirten Stoffe bei dem Wachsthum der Pflanzen. Dresden, Landwirth. Versuchs-Stat. V, 1863, pp. 52—87.

60. Ueber die Temperaturgrenze der Vegetation. Flora XLVIII, 1864.
61. Ueber den Einfluss der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter. Ib.
62. Ueber den Einfluss des Tageslichts auf die Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern. Bonn, Sitz.-Ber. Niederrhein. Gesell. 1864, pp. 43—44.
63. Ueber die Auflösung verschiedener Mineralien durch die sie berührenden Pflanzenwurzeln. Bonn, Sitz.-Ber. Niederrhein. Gesell. 1864, pp. 97—99.
64. Ueber die Sphaerokrystalle des Inulins und dessen mikroskopische Nachweisung in den Zellen. Botan. Zeitung XXII, 1864, pp. 77—81, 85 - 89. Bonn. Sitz.-Ber. Niederrhein. Ges. 1864, pp. 9—11.
65. Ueber die Auflösung und Wiederbildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung Botan. Zeitung XXII, 1864, pp. 289—294.
66. Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen. Botan. Zeitung XXII, 1864, pp. 253—358, 361—367, 369—372.
67. Ueber den Einfluss der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter. Flora XLVII, 1864, pp. 497—506.
68. Wirkung des Lichtes auf die Blüthenbildung unter Vermittelung der Laubblätter. Botan. Zeitung XXIII, 1865, pp. 117—121, 125—131, 133—139.
69. Bildung von Adventivwurzeln in der Dunkelheit. Halle, Zeitschr. Gesammt. Naturwiss. XXVI, 1865, pp. 205—206.
70. Ueber den gegenwärtigen Zustand der Botanik in Deutschland. Rektorats-Rede zur Feier des 290. Stiftungstages der Julius-Maximilians-Universität, gehalten am 2. Januar 1872, Würzburg. Druck der F. C. Thein'schen Buchdruckerei.
71. Ueber die Ablenkung des Wurzelwachsthums von seiner normalen Richtung. Verh. der physik.-medicin. Gesellsch. zu Würzburg, 1871.
72. Studien über das Längenwachsthum der Wurzeln. Würzburg, Verhandl. phys.-med. Gesell. II, 1872, pp. 253—256. Botan. Zeitung XXX, 1872, col. 320 - 324.
73. Ueber Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel. Flora LVI, 1873, pp. 321—331.
74. Ueber den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichtes auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachsthums (Streckung) der Internodien. (1872.) Würzburg, Arbeit. Botan. Inst. I, 1874, pp. 99—192.
75. Längenwachsthum der Ober- und Unterseite horizontalgelegter sich aufwärts krümmender Sprosse (1871). Würzburg, Arbeit. Botan. Inst. I, 1874, pp. 193—208.
76. Ablenkung der Wurzel von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch feuchte Körper (1871). Würzburg, Arbeit. Botan. Inst. I, 1874, pp. 209—222.
77. Die Pflanze und das Auge als verschiedene Reagentien für das Licht (1871). Würzburg, Arbeit. Bot. Inst. I, 1874, pp. 278—286.
78. Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln (1872). Würzburg, Arbeit. Bot. Inst. I, 1874, pp. 385—474, 584 - 634.
79. Ueber insektivore Pflanzen. Verh. der physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Neue Folge, IX. Bd. 1876.
80. Ueber nicht celluläre Pflanzen. Sitz.-Ber. der physik.-med. Gesellsch. in Würzburg, 1878.
81. Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen (Arbeiten II, 1, 1878). Mit 2 Tafeln.
82. Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms in transpirirenden Pflanzen. Arbeiten II, 1, 1878.

83. Ueber Zellenanordnung und Wachsthum. Mit 1 Tafel. Arbeiten II, 1, 1879.
84. Ueber Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsthums. Arbeiten II, 1, 1879.
85. Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Mit 1 Tafel. Arbeiten II, 1, 1879.
86. Stoff und Form der Pflanzenorgane I, Arbeiten III, 1, 1880.
87. Dasselbe II, Arbeiten II, 4, 1882.
88. Notiz über Schlingpflanzen. Ibid. 1882.
89. Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungsthätigkeit der Blätter. Arbeiten III, 1, 1884.
90. Ueber die Wasserbewegung im Holz. Ibid. 1884.
91. Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blüthenbildung. Arbeiten III, 3, 1887.
92. Erfahrungen über die Behandlung chlorotischer Gartenpflanzen (nebst Nachtrag). Arbeiten III, 4, 1888.
93. Erklärung der diesem Hefte beiliegenden Tafeln I—VII (Ueber den Verlauf geotropischer Krümmungen). Arbeiten III, 4, 1888.
94. Physiologische Notizen I—III (I. Ueber blüthenbildende Adventivsprosse auf Begoniablättern. II. Beiträge zur Zellentheorie. III. Wurzelstudien). Flora, 75. Bd., 1892.
95. Physiologische Notizen. V. Ueber latente Reizbarkeiten. VI. Ueber einige Beziehungen der specifischen Grösse der Pflanzen zu ihrer Organisation. VII. Ueber Wachsthumsperioden und Bildungsreize. Flora, 76. Bd. 1893.
96. Physiologische Notizen. VIII. Mechanomorphose und Phylogenie. Flora, 78. Bd. 1894.
96. Eine geotropische Kammer. Flora, 80. Bd. 1895.
98. Physiologische Notizen. IX. Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen. Flora, 81. Bd. (Erg.-Bd. zum Jahrg. 1895).
99. Physiologische Notizen. X. Phylogenetische Aphorismen und über innere Gestaltungsursachen oder Automorphosen. Flora 1896, 82. Bd.

Der hygroskopische Mechanismus des Laubmoosperistoms.

Von

C. Steinbrinck.

Mit 13 Textfiguren.

Im Eingange des sechsten und des siebenten Abschnittes seiner Archegoniatenstudien (Flora 1895, Bd. 80, S. 1 und S. 459—486) hat der Herausgeber dieser Zeitschrift darauf hingewiesen, dass „wir über die Beziehungen zwischen dem Bau und der Function des Laubmoosperistoms vielfach noch recht wenig wissen“. Herr Prof. Goebel hat nun in der zweiten der erwähnten Abhandlungen, die „über die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen“ handelt, nach einem Berichte über die bisherige Litteratur des Gegenstandes auf Grund seiner Untersuchungen zunächst eine übersichtliche Darstellung der interessanten biologischen Eigenthümlichkeiten des Laubmoosperistoms gegeben, welche mit der Sporenaussaat zusammenhängen. Hierin wird gezeigt, wie sich bei den Laubmooskapseln vielfach Vorkehrungen finden, die im Prinzip denen ganz entsprechen, welche uns von phanerogamen Früchten bekannt sind. Analoge Einrichtungen dieser Art sind u. a. folgende.

Die geschlossen bleibenden Käpselchen der „kleistocarpen“ Moose enthalten nur eine geringe Anzahl von Sporen, wie die Schliessfrüchte der Phanerogamen nur einen oder wenige Samen. Bei den „stegocarpen“ Moosen ist dagegen die Zahl der Sporen einer Kapsel eine sehr beträchtliche; wir begegnen daher auch bei ihnen mannigfachen Hilfsmitteln, um die rechtzeitige und allmähliche Ausstreuung der Sporen zu sichern. So sind, wie die Samen der höheren Pflanzen, auch die Moossporen vor dem Austritt bei Regenwetter meist geschützt, und zwar gewöhnlich dadurch, dass das Peristom infolge der hygroskopischen Bewegungen seiner äusseren Zähne[1]) einen dichten Verschluss über der Mündung der Büchse herstellt.

---

1) Die Gattungen mit unbeweglichem Peristom wie Polytrichum, Catharinea und Verwandte, deren Streubüchsen Goebel mit der Mohnkapsel vergleicht, sollen in dieser Mittheilung ganz unberücksichtigt bleiben. Auch im übrigen sei unser Bericht über Goebel's Ergebnisse auf die wesentlichen Gesichtspunkte beschränkt, ohne auf zahlreiche Einzelheiten einzugehen.

Wie an den Früchten von Veronica- und Mesembryanthemum-Arten, sowie von gewissen Cruciferen und Labiaten [1]) finden sich jedoch ausnahmsweise auch bei einigen Moosen (Diphyscium und Buxbaumia) Bauconstructionen, welche die Verbreitung der Fortpflanzungskörper durch den Regen begünstigen.[2]) — Dass auch bei trockenem Wetter die Moossporen vor dem unmittelbaren Ausfallen meist gesichert sind und aus der entdeckelten Kapsel erst allmählich den Ausgang gewinnen können, lässt sich an eben aufgesprungenen, also reichlichst mit Sporen erfüllten Käpselchen von Ceratodon, Bryum, Plagiothecium, Amblystegium und manchen anderen leicht nachweisen. Ergreift man ein solches Organ am Stiele, so gelingt es auch bei starken Erschütterungen, z. B. wenn man die Hand wiederholt auf die Tischplatte aufstösst, kaum, ein irgend erhebliches Sporenquantum auszuschleudern. Diese Sesshaftigkeit der Sporenkörnchen rührt nach Goebel einerseits daher, dass diese in frisch geöffneten Büchsen noch feucht sind und daher zu Klumpen zusammenballen, andererseits ist dieselbe auf die Enge der zwischen den Peristomzähnen vorhandenen Spalten zurückzuführen. Besonders dicht ist naturgemäss dieser Verschluss, wenn der Mundbesatz aus zwei Kreisen besteht. Die Zähne des inneren sind nur ausnahmsweise hygroskopisch und bewahren daher ihre ursprüngliche, straffe oder etwas einwärts geneigte Stellung auch beim Austrocknen; zudem sind sie bisweilen an der Basis durch eine Membran verbunden. In allen Fällen sperren sie demnach schon für sich allein die Ausgangspforte der Büchse zum Theil ab. Die Spalten, die zwischen ihnen bleiben, werden nun aber gewöhnlich noch durch die Zacken des äusseren Ringes verengt, die sich nur in wenigen Fällen in der Trockenheit dauernd gänzlich abspreizen (flach ausbreiten oder büschelig divergiren), meistens vielmehr wenigstens theilweise über der Büchsenmündung einwärts geneigt bleiben. (S. Fig. 1.)

So kommt ein sehr vollkommener Streuapparat zu Stande, aus dem die Sporen durch Windstösse jedenfalls erst nach fortgeschrittener Austrocknung allmählich entfernt werden können.

Das Peristom wirkt aber, wie Goebel vielfach beobachtet hat, auch activ bei der Ausstreuung der Sporen mit. Die äusseren Zähne

---

1) Ueber diese von Ascherson als Hygrochasie bezeichnete Erscheinung s. u. a.: Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1883, S. 339 u. 360, sowie 1892, S. 94. — Botan. Jaarboek der Dodonaea in Gent, 1889, S. 91, 1890, S. 48 u. 1891, S. 95. — Natural Science, 1894, S. 284.

2) S. Goebel: Ueber Sporenausstreuung durch Regentropfen, Flora 1896, Bd. 82, S. 480—482.

nehmen nämlich bei ihren hygroskopischen Auswärtsbewegungen oftmals Sporenkörner, die ihnen anhaften, nach aussen mit, um sie dort fallen zu lassen; die Auszweigungen des inneren Mundbesatzes fungiren sogar nicht selten als wirkliche Schleuderorgane. Goebel berichtet dies von Fissidentaceen, Hypnaceen und Mniaceen, vermuthet aber eine weitere Verbreitung des Schnellmechanismus. Eine nähere Beschreibung desselben fehlt bis jetzt.

Ueber den mikroskopischen Bau des Peristoms in seinen Grundzügen gewährt bereits das Sachs'sche Lehrbuch der Botanik (III. Aufl. 1873, S. 334 und 335 mit Figg. 250 und 251) kurze, aber angemessene Auskunft. Dort ist entwickelungsgeschichtlich nachgewiesen, dass der äussere Mundbesatz aus Resten der gemeinschaftlichen Grenzwand zweier concentrischer Zellmäntel besteht. Demgemäss ist er durch-

a *b*

Fig. 1. Brachythecium velutinum. Peristom. *a* benetzt; *b* trocken.

weg aus zwei Lamellen zusammengesetzt, von denen die eine der ursprünglichen Innenwand des äusseren Mantels angehört, die andere die Aussenwand des inneren darstellt. Beide sind übrigens oft durch Reste der anstossenden Radialwände verstärkt.

Einen näheren Aufschluss über die Variationen dieses Grundplanes bei verschiedenen Gattungen erhalten wir aus einer Abhandlung H. Dihms: „Untersuchungen über den Annulus der Laubmoose“ (Flora 1894, Ergänzsbd. S. 286—349). Diese Arbeit beschäftigt sich zwar in erster Linie mit dem Bau und dem Verhalten des Zellenringes, der bei den Laubmoosen zwischen Urne und Deckel eingeschaltet ist und durch seine Formänderungen beim Aufquellen das Ablösen des letzteren bewirkt. Der Verfasser berührt jedoch gelegentlich auch die charakteristischen Eigenthümlichkeiten der äusseren Peristomzähne und hat von diesen auf den beigegebenen drei Tafeln die Partien, welche dem Annulus benachbart sind, im Längsschnitt jedesmal mit abgebildet. Auf die Eigenart der hygroskopischen Bewegungen dieser Zähne ausserdem noch einzugehen, lag für Dihm keine Veranlassung vor, und somit steht die von Goebel, wie oben erwähnt, vermisste Untersuchung über die Abhängigkeit dieser Be-

wegungserscheinungen von dem anatomischen Bau des Peristoms bis jetzt noch aus.

Folgende Fragen treten uns in dieser Hinsicht besonders entgegen. Warum sind die Zacken des äusseren Mundbesatzes hygroskopisch empfindlich, die des inneren zumeist nicht? Warum krümmen sich erstere infolge der Austrocknung bei einigen Gattungen einwärts, bei anderen nach aussen? Wie kommt es, dass bei anderen Peristomen die Trockenkrümmungen des basalen und des Spitzentheils entgegengesetzte sind, oder, was das auffälligste ist, dass häufig die Zähne als Ganzes sowohl beim Austrocknen als bei der Benetzung oscillatorischen Bewegungen unterliegen? Wie ist endlich der oben erwähnte Schleuderapparat mancher Moose mechanisch zu erklären?[1])

Mit der Beantwortung dieser Fragen sollen sich die nachfolgenden Zeilen beschäftigen. Zur Untersuchung sind von mir (alphabetisch geordnet) folgende Species herangezogen worden:

Amblystegium serpens Br. & Sch.
Barbula muralis L.
„ unguiculata Hedw.
„ subulata L.
Brachythecium Rutabulum Br. & Sch.
Brachythecium velutinum Br. & Sch.
Bryum nutans Schreb.
„ capillare Hedw.
„ argenteum L.
Camptothecium lutescens Br. & Sch.
Ceratodon purpureus L.
Dicranum scoparium Hedw.
Dicranella heteromalla Schpr.
Fissidens taxifolius Hedw.
Funaria hygrometrica L.
Grimmia pulvinata L.
Homalia trichomanoides Br. & Sch.
Homalothecium sericeum Br. & Sch.
Hypnum cupressiforme L.
„ Schreberi Willd.
Mnium cuspidatum Hedw.
„ punctatum Hedw.
Neckera complanata Hedw.
Orthotrichum affine Schreb.
„ anomalum Hedw.
„ diaphanum Schroed.
Plagiothecium silesiacum Schpr.
„ silvaticum Br. & Sch.
Pylaisia polyantha Schpr.
Rhynchostegium murale Br. & Sch.

Für die Bestimmung einiger mir zweifelhaft gebliebener Species habe ich Herrn Warnstorf freundlichen Dank abzustatten. Ganz besonders fühle ich mich aber dem Herausgeber dieser Zeitschrift und Herrn Dr. Dihm verpflichtet. Auf Anregung des Herrn Prof. Goebel stellte mir nämlich Herr Dr. Dihm in selbstloser Bereit-

1) Eine active Mitwirkung des Peristoms beim Abheben des Deckels habe ich nie wahrnehmen können.

willigkeit die sämmtlichen Mikrotom-Serienschnitte zur Verfügung, die ihm zu seiner eigenen Annulusuntersuchung gedient hatten. Herr Dr. Dihm hatte ferner die grosse Güte, ausserdem noch eine Reihe von Mikrotompräparaten eigens für die vorliegende Untersuchung herzustellen. — Erwies sich auch in vielen Fällen die Heranziehung von Schnitten für die anatomische Kenntniss des äusseren Mundbesatzes als nicht durchaus nothwendig — dann nämlich, wenn die Zähne desselben in grösserer Zahl (32) auftreten und somit schmal genug sind, um in Profilstellung auch im polarisirten Lichte eine unmittelbare Untersuchung zu gestatten —, so boten mir die Dihm'schen Schnitte doch auch in diesen Fällen eine willkommene Gewähr für die Richtigkeit der Beobachtung. Sind die Zähne eines Peristoms weniger zahlreich und daher breiter, so kann man der Schnitte gar nicht entbehren; ich empfand es daher als eine grosse Erleichterung, der Herstellung eigener Schnittpräparate durch Herrn Dr. Dihm's Entgegenkommen grossentheils enthoben zu sein. Insbesondere wären mir aber Messungen über die Schrumpfungs- und Quellungsmaasse isolirter Membranlamellen des Peristoms ohne Dihm's Präparate nicht möglich gewesen.

Abgesehen von der Feststellung des hygroskopischen Verhaltens der Einzelzähne und des ganzen Peristoms bei den verschiedenen Gattungen (von denen übrigens nur frisch eingesammelte und wo möglich eben aufgesprungene Exemplare in Betracht gezogen wurden), war mein Hauptaugenmerk auf die Frage concentrirt, inwieweit bei den Membranlamellen des Peristoms die innere Struktur, soweit sie aus der Schichtung und Streifung oder im polarisirten Licht erkennbar ist, für die Eigenart jener Bewegungen maassgebend sei. Nach Ausweis der bisher vorliegenden Arbeiten kann es ja nicht mehr zweifelhaft sein, dass bei der überwiegenden Mehrzahl der hygroskopischen Mechanismen, die wir bei den Gefässpflanzen finden, die Spannungen der antagonistischen Membranen vorzugsweise durch die Kreuzung der Hauptaxen ihrer Schrumpfungsellipsoide verursacht sind. Die abweichenden Fälle beweisen, dass es der Pflanze auch möglich ist, genügende Spannungen zu erzielen, wenn jene Schrumpfungsaxen parallel gestellt sind, indem sie dann unabhängig von der Axenlage das Quantum des Imbibitionswassers (die Quellungsfähigkeit) verschieden gross wählt — die Giltigkeit der Regel heben sie jedoch nicht auf.

Es ist nun eine interessante Thatsache, dass auch beim Peristom der Laubmoose zwar beide Hilfsmittel zur Erzielung der hygroskopischen Bewegungen zur Anwendung kommen, das zweite allein

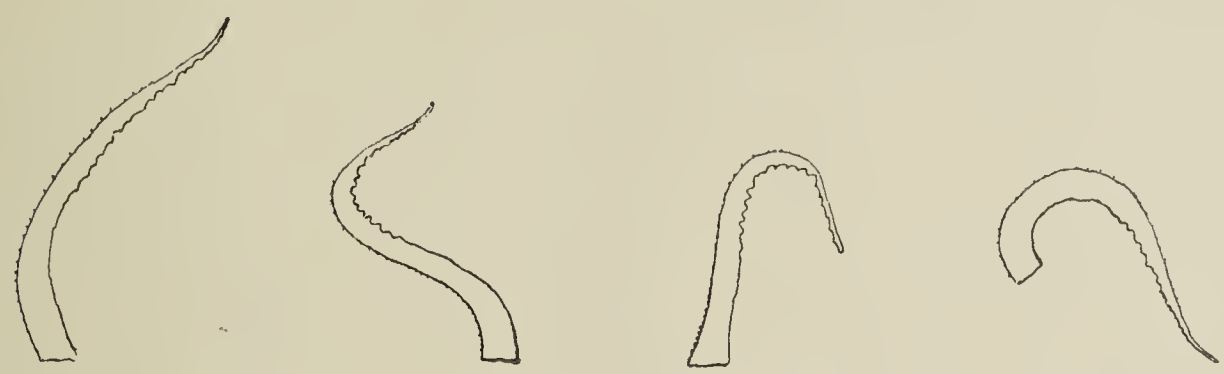
für sich aber nur in ganz untergeordnetem Maasse. Fast immer finden wir, wie sich am raschesten aus der optischen Reaction im polarisirten Licht ergibt, in den beiden Membranlamellen des äusseren Peristoms auf dem Längsschnitt die Axen der Schrumpfungsellipsen gekreuzt. Bei dem inneren Peristom habe ich dies nie beobachtet und schreibe eben diesem Umstande die hygroskopische Unempfindlichkeit des inneren Mundbesatzes zu.

Da sich nun in den Figuren, welche der vorliegenden Mittheilung beigegeben sind, die Wiedergabe der Polarisationsfarben, die zu den erwähnten Schlüssen berechtigen, aus naheliegenden Gründen verbietet, so habe ich bei der figürlichen Darstellung den Ausweg gewählt, in die Zeichnung der einzelnen Membranlamellen, die (optisch erschlossene) Richtung der Hauptaxen der betreffenden Schrumpfungsellipsen einzutragen. Diese sind durch kurze Striche angedeutet, die sich in manchen Figuren naturgemäss zu Streifen- oder Schichtlinien zusammenschliessen. Nur wenn diese Schichtungs- oder Streifungslinien bereits im gewöhnlichen Licht klar zu erkennen sind, habe ich sie durch länger ausgezogene Linien angedeutet (s. die Aussenlamelle *e—e* in den Fig. 3 *a* und *b*, 6, 10 *b* und 13 *c*).

Es sei nun ausdrücklich hervorgehoben, dass die Eintragung dieser Strichelung (ihren Hauptzügen nach) auf durchaus exacter Grundlage beruht und von jeder speculativen Beimischung, also von den specielleren Vorstellungen über den Aufbau der Zellhäute aus Micellen, Trichiten, Dermatosomen, Globuliten u. dergl. unabhängig ist. Dass und wie die optischen und die Schrumpfungsaxen der pflanzlichen Membranen zusammenhängen, ist ja im Allgemeinen mit Sicherheit seit längerer Zeit festgestellt und hat sich auch im Laufe dieser Untersuchung überall wieder bestätigt. Wer sich also rein an die thatsächlichen Beobachtungen halten will, betrachte in den beigegebenen erläuternden Figuren die Richtung der Strichel lediglich als die der geringsten Schrumpfung an der betreffenden Stelle der Membran. Der Anhänger der Micellartheorie darf sie aber auch als Hauptrichtung der Micellarreihen [1]) auffassen; und es steht ferner kaum etwas im Wege, dass diejenigen, welche im Gegensatz zu Nägeli der Theorie der „Porenquellung“ huldigen, wie Arth. Meyer und Bütschli event. den Verlauf der Trichite oder der wasserführenden Hauptkanäle [1]) mit dem der Strichelung zusammenfallen lassen. Es kann nach meiner Meinung ja kaum in Zweifel gezogen werden, dass die Hauptaxen der Schrumpfungsellipsoide die Linien des engsten

1) bezw. ihrer Projectionen auf die Zeichenebene.

Zusammenhanges der festen Theilchen in der imbibirten Membran angeben, mag man sich auch das Zustandekommen der Volumvergrösserung bei der Wasseraufnahme auf die eine oder die andere Weise vorstellen. Der wesentliche Gegensatz zwischen der älteren Auffassung Nägeli's und derjenigen der Verfechter der Poren- oder Wabenquellung scheint sich mir hauptsächlich dahin zuzuspitzen, dass die festen Substanzcomplexe der durchtränkten Pflanzenmembran nach Nägeli durch das Imbibitionswasser in gewissem Sinne inselartig von einander getrennt werden, nach der Ansicht Meyer's und Bütschli's dagegen durchweg zusammenhängende Züge bilden, die durch feste Querbrücken verbunden sind. Die Anschauung Nägeli's erfreut sich des Vorzuges, dass sie es leichter verständlich macht, wie trockene pflanzliche Zellhäute bei Wasseraufnahme nach einzelnen



a *b* *c* *d*

Fig. 2. Rhynchostegium murale, Einzelzahn des äusseren Peristoms bei verschiedenen Stufen des Wassergehalts. *a* nach längerem Liegen im Wasser; *b* sofort nach der Verdunstung des Wassers; *c* Dauerform im Trockenzustand; *d* sofort nach der Benetzung.

Richtungen bisweilen ganz ausserordentlichen Volumvergrösserungen unterliegen können, ohne dass in diesen Richtungen eine Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze[1]) eintritt oder nach irgend einer anderen eine Verkürzung wahrnehmbar ist.

Während wir nun nach dem Gesagten durch die Untersuchung im polarisirten Licht in den Stand gesetzt sind, die relativen Schrumpfungsmaasse der Membranlamellen in den Peristomzähnen grösstentheils auf die Anordnung der Schrumpfungsaxen zurückzuführen, so beansprucht die ungleiche hygroskopische Empfindlichkeit der Lamellen, wie sie häufig zu bemerken ist, noch eine allgemeine Erörterung.

1) Bei trockenen entleerten Antheren einiger Monokotylen erreicht die Längenzunahme infolge der Benetzung den Betrag von ca. 100 %; trotzdem kehren dieselben beim Austrocknen auf das ursprüngliche Volumen zurück, wenn man auch den Imbibitionsprocess mehrmals wiederholt; also muss der Längenzuwachs bei der Wasseraufnahme ohne Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze vor sich gehen.

Mich dünkt, dass auch diese einer Erklärung aus der Wandstruktur zugänglich ist. Um dieses aus einander zu setzen, knüpfen wir an ein specielles Beispiel an. In den Figuren 2 *a* bis 2 *d* ist ein und derselbe Zahn des äusseren Mundbesatzes von Rhynchostegium murale auf verschiedenen Stufen des Imbibitions- und Schrumpfungsprocesses in Profilstellung abgebildet. Die Form *a* bewahrt er dauernd bei längerem Verweilen in Wasser. Sobald aber beim Verdunsten desselben das letzte Flüssigkeitshäutchen, das ihn umgibt, verschwindet, geht er augenblicklich in die Form *b* über, in welcher sein unterer Theil stark auswärts gekrümmt erscheint. Sehr bald beginnt nun diese Concavität sich abzuflachen, und der Zahn krümmt sich ruckweise hin und her, bis er die Dauerform *c* des Trockenzustandes erreicht, in

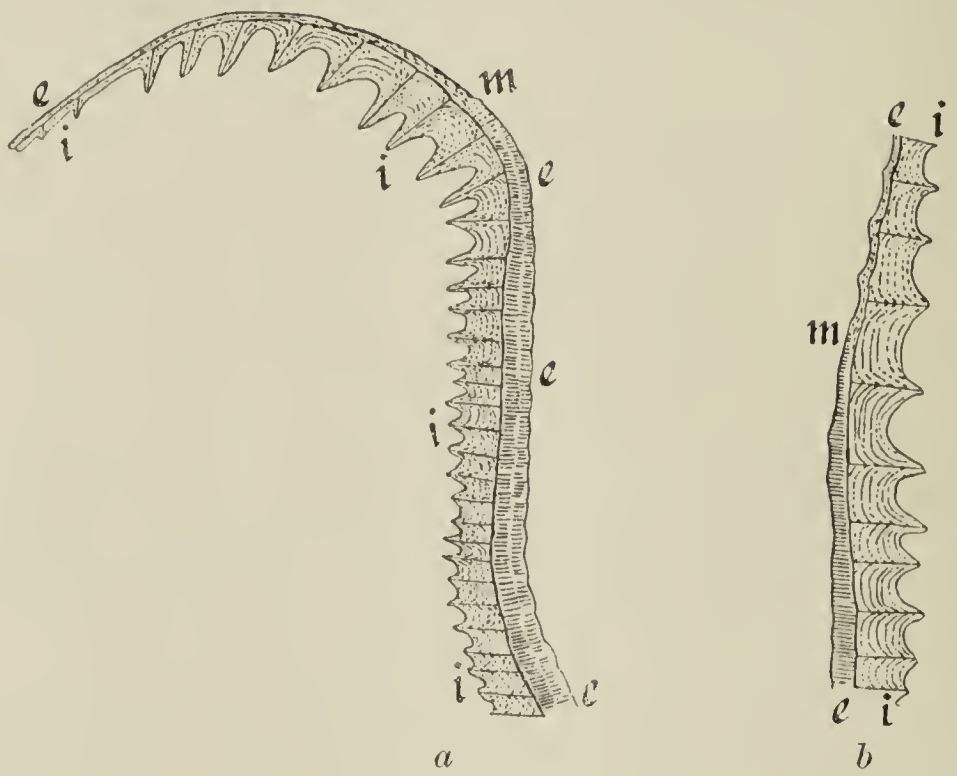


Fig. 3. Amblystegium serpens. Längsschnitte eines äusseren Peristomzahnes; Schema der Wandstruktur. *a* beim trockenen Zahn; *b* an einem Mittelstück des feuchten Zahnes aus der Gegend der Biegungsstelle *m* von Fig. 3 *a*; *e*—*e* äussere, *i*—*i* innere Lamelle.

der namentlich die Spitze stärker einwärts gebogen ist, als in dem Dauerzustand *a* der Wasserdurchtränkung. Wird er alsdann wiederum benetzt, so krümmt sich sein unterer Theil sofort vorübergehend stark einwärts (Fig. *d*), um sogleich umzukehren, bis die Form *a* wiederhergestellt ist.

Die Wandstruktur von Rhynchostegium möge man aus den Figuren 3 *a* und *b* entnehmen. Diese beziehen sich allerdings nicht unmittelbar auf Rhynchostegium, sondern auf Amblystegium serpens; jedoch ist der generische Unterschied wegen des übereinstimmenden

Aufbaues des äusseren Mundbesatzes ohne Belang. In der Fig. 3 *a* ist ein Zahn im Profil abgebildet, der im Dauerzustand der Austrocknung eine deutliche Auswärtskrümmung der Basis bewahrt hat. Die Schichtungslinien der Innenlamelle sind, wie bereits früher bemerkt, aus ihrem optischen Verhalten im polarisirten Licht erschlossen. Die Querstruktur, welche die Aussenlamelle von unten an bis zum Punkte *m* des Zahnbuges aufweist, tritt schon ohne Polarisationsapparat durch eine grobe Radialstreifung derselben hervor, die auch auf der Flächenansicht der Aussenlamelle als Querstreifung auffällig wird. In der Richtung dieser Querlinien der Flächenansicht verläuft nach Ausweis der optischen Reactionen die längste Schrumpfungsaxe der Aussenlamelle; ihre kürzeste ist längsgestellt. In dieser Lamelle übertrifft somit die Contraction in der Längsrichtung sogar diejenige in der radialen, die sonst bekanntlich fast durchweg das Maximum darstellt. Es kann also nicht auffallen, wenn sich der Zahn (soweit die Querstreifung reicht) beim Wasserverlust nach aussen, bei der Benetzung stark nach innen krümmt, wie es die Figg. 2 *b* und 2 *d* thatsächlich zeigen. Nun ist aber die Innenlamelle, wie die Abbildungen 3 *a* und *b* nachweisen, entwickelungsgeschichtlich nicht allein aus der äusseren Tangentialwand ihrer Erzeugerinnen aufgebaut, sondern von den erzeugenden Zellen ist auch ein Theil der Radialwände erhalten geblieben. Diese stehen eng gedrängt und die Verdickungsmassen der Innenlamelle gehören zu einem ganz erheblichen Theile diesen Radialwänden an, d. h. ihre Hauptschrumpfungsaxen sind grossentheils radial gerichtet. Einen Beleg dafür liefert das Verhalten der genannten Lamelle im polarisirten Lichte, aus dem der Schichtenverlauf unserer Zeichnung näherungsweise erschlossen ist. Uebrigens lehrt auch die directe Beobachtung an isolirten Stücken der Innenlamelle, dass sie sich bei der Benetzung stark in die Länge und Breite dehnt, dass ihr Wassergehalt somit ein recht beträchtlicher ist.[1]) Hiernach ist es leicht verständlich, dass die oben beschriebenen kräftigen Quellungs- und Schrumpfungskrümmungen (der Figg. 2 *a* und *d*), die von der Aussenlamelle ausgehen, durch die innere zum Theil paralysirt werden, ja dass in der Nähe der Stelle *m*, wo die Radialstruktur der Aussenlamelle in die Längsstruktur übergeht (vgl. namentlich

1) Ihr Quellungsmaass steigt bis auf 40, das der Aussenlamelle bis gegen 60 %. Vgl. die Figg. 13 *a* und *b*, Seite 156 mit einander und mit 13 *c* und *d*. Diese Figuren zeigen, dass sich beide Lamellen beim Wechsel des Wassergehaltes auch unabhängig von einander krümmen. Von diesem Umstande kann aber hier abgesehen werden, da er zunächst nicht in Betracht kommt.

Fig. 3 *b*), die Quellung und Schrumpfung der Innenlamelle überhaupt überwiegt.

Warum treten aber in dem unteren Theile des Zahnes die Volumveränderungen der Innenlamelle erst später ein, als die der äusseren, so dass sie, wie sich in den Fig. 2 *b* und *c* kundgibt, erst nachträglich die krümmenden Wirkungen der letzteren hemmen? Ich möchte die Ursache dieser Erscheinung darin suchen, dass der Aufbau der äusseren Wandlage des Zahnes für die rasche Ab- und Zuleitung des Imbibitionswassers auf dem kürzesten Wege zu und aus der Atmosphäre günstiger ist als der der inneren.

Wie nämlich schon zum Theil aus den Abbildungen Dihm's hervorgeht, ist bei sämmtlichen hier in Betracht kommenden Gattungen die Radialstreifung der Aussenlamelle so stark ausgeprägt, dass die Schichtung ihr gegenüber gänzlich unterdrückt ist. Mag man nun über die Constitution der pflanzlichen Zellhaut im Allgemeinen auch verschieden denken, so dürfen wir es nach den Erfahrungen von Correns[1]) an anderen Membranen doch für sehr wahrscheinlich erachten, dass die Streifung unserer Membran mit einem Wechsel des Wassergehalts verknüpft ist. Nach der micellaren Auffassung würde also in der Aussenlamelle das Vorhandensein breiter, sehr wasserreicher Radialstreifen anzunehmen sein, die durch wasserärmere getrennt sind. Die Anhänger der Porenquellung werden sich an Stelle der besonders wasserreichen Substanzstreifen offene Radialkanäle vorstellen, auf deren Wasserfüllung die Quellung, die ja vorwiegend längsgerichtet ist, in erster Linie beruht. Beiderlei Anschauungen führen mithin übereinstimmend zu der Vorstellung, dass in der feuchten Aussenlamelle zahlreiche radiale, wasserführende Strassen vorhanden sind, die frei nach aussen münden, da sich die Streifen bis an die Oberfläche verfolgen lassen, und eine cuticularisirte Grenzschicht nicht vorhanden ist. So kann nach meiner Auffassung das Wasser in die trockene Aussenlamelle infolge ihrer Radialstruktur und Streifung weit rascher eindringen, als in die innere, deren von Wasser erfüllte Interstitien aller Wahrscheinlichkeit nach ein complicirtes, englumiges Netz bilden und somit nach aussen weit mehr abgeschlossen sind. Um diese Strukturunterschiede richtig zu schätzen, beachte man, dass die Strichelung der Innenlamelle in unseren Figuren nur auf Grund der optischen Reactionen eingetragen ist. Im gewöhn-

---

1) Zur Kenntniss der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen. Pringsh. Jahrb. XXIII, S. 324 ff.

lichen Lichte erscheint ihre Substanz dagegen auch bei stärkerer Vergrösserung homogen, während die Streifung der äusseren schon bei mässiger Vergrösserung nicht zu übersehen ist.

Das Verhalten des Peristoms von Camptothecium lutescens ist insofern lehrreich, als es erkennen lässt, dass der Grad der hygroskopischen Empfindlichkeit und das Maass des Wassergehaltes einigermaassen von einander unabhängig sind. Man betrachte die Figuren 4 *a* bis *d*, welche der Figur 2 genau entsprechen, sich aber auf Camptothecium statt auf Rhynchostegium beziehen. In Figg. 4 *b* und *d* ist zu erkennen, dass auch bei Camptothecium der gestreifte Basaltheil der Aussen-

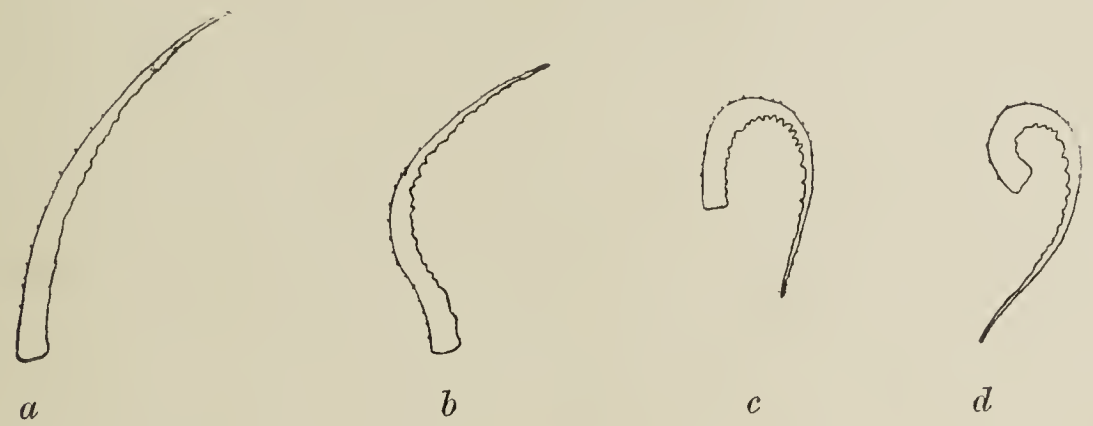


Fig. 4. Camptothecium lutescens. Aeusserer Peristomzahn. *a* Dauerform des feuchten Zustandes; *b* erste (vorübergehende) Schrumpfungsform; *c* Dauerform des trockenen Zustandes; *d* erste (vorübergehende) Quellungsform.

lamelle das Wasser rascher abgibt und aufnimmt als die innere. Die Fig. 4 *c* lehrt aber, dass die Einwärtskrümmung des Dauerzustandes der Trockne, die sich bei Rhynchostegium auf den oberen Abschnitt des Zahnes beschränkt, bei Camptothecium auch auf den basalen hinübergreift, offenbar weil auch dort die Innenlamelle trotz der grösseren Empfindlichkeit des äusseren im Dauerzustand der Durchtränkung (Fig. 4 *a*) einen höheren Wassergehalt besitzt als diese. Wohlgemerkt ist die Wandstruktur des Peristoms von Camptothecium nicht wesentlich verschieden von der des Rhynchostegium- oder des Amblystegium-Peristoms, die in Fig. 3 skizzirt ist. Es brauchen ja nur geringfügige Aenderungen in einer gegebenen Zahnstruktur einzutreten, um etwa das Maass der Wasseraufnahme in der äusseren Lamelle herabzusetzen, in der inneren zu steigern. Das erstere würde z. B. der Fall sein, wenn die Breite der weichen, wasserreichen Streifen im Verhältniss zu der der dichteren vermindert wäre; das letztere, wenn die Mächtigkeit des radial verlaufenden Schichtenkomplexes der

Innenlamelle erhöht, oder der Wasserreichthum ihrer Gesammtsubstanz vermehrt würde.[1])

Es ist von Interesse, dass solche quantitative Variationen der Struktur auch bei derselben Species auftreten können. Ja bei Homalothecium sericeum fand ich an 30 entdeckelten und frischen Kapseln desselben halbhandgrossen Rasens, die mehrere Stunden im Wasser verweilt hatten, dass die äusseren Peristomzähne bei etwa der Hälfte derselben nahezu parallel zu einander gerichtet, bei etwa einem Drittel stark convergent waren und bei einem Sechstel deutlich divergirten. Bei der letztgenannten Gruppe war von den vorher besprochenen Oszillationen nichts zu bemerken, sie krümmten sich beispielsweise beim Trocknen sofort einwärts, während bei den übrigen beiden Gruppen dieser Einwärtsbewegung eine geringere oder erheblichere Auswärsbewegung vorausging.

Solche Variationen machen eine scharfe Abgrenzung der Peristome nach der Besonderheit der hygroskopischen Bewegungen unthunlich. Andererseits ist aber auch eine Gruppirung derselben nach rein verwandtschaftlichen Rücksichten nicht empfehlenswerth, da sich beispielsweise Pylaisia in ihrem Verhalten von dem der verwandten Hypnaceen erheblich unterscheidet. Die nachfolgende Anordnung erschien mir vom anatomisch-physikalischen Standpunkt aus als die geeignetste.

A. Peristome mit ausschliesslicher oder vorwiegender **Einwärtskrümmung** der schrumpfenden Aussenzähne: Ceratodon, Barbula, Pylaisia.

B. Peristome mit ausschliesslicher oder vorwiegender **Auswärtskrümmung** der schrumpfenden Aussenzähne: Orthotrichum, Grimmia, Dicranum, Dicranella; Funaria; Fissidens.

C. Peristome mit starker **oszillatorischer** Bewegung der Aussenzähne beim Schrumpfen und Quellen: Hypnum, Amblystegium, Plagiothecium, Rhynchostegium, Brachythecium; Camptothecium; (Homalothecium) — Neckera, Homalia — Bryum, Mnium.

Gruppe A. Ceratodon, Barbula, Pylaisia.

Peristome, welche auf dem Längsschnitt vorwiegend Längsstruktur der äusseren und Querstruktur der inneren Lamelle aufweisen.

1. Ceratodon purpureus.

a) Ring. Hat man trockene, ausgereifte, aber noch nicht aufgesprungene Käpselchen von Ceratodon in Wasser gelegt, bis sie

1) Auch die relative Mächtigkeit der Lamellen spielt natürlich für das Gesammtergebniss ihrer gegensätzlichen Wirkungen auf einander eine Rolle.

völlig damit durchtränkt sind, so gelingt es gewöhnlich leicht, ihren Deckel abzulösen, indem man über das auf dem Objectträger liegende Organ mit der Nadel von der Basis bis zur Spitze hinstreicht. Unter dem Mikroskop kann man dann neben dem Deckel und der Büchse den in mehrfacher Windung aufgerollten Annulus mit seinen stark gequollenen Zellen wahrnehmen. An ihm fiel mir besonders auf, dass er sich beim Abdunsten des adhärirenden Wassers unter starker Contraction des gequollenen Theils sofort und mit einem Male wieder rückwärts einrollt und somit in seine ursprüngliche Form zurückkehrt. Diese momentane Umkehr des Ringes hatte ich nach den Mittheilungen Dihm's[1]) nicht erwartet. Denn nach Dihm soll die Formänderung des Annulus beim Quellen auf der wasseranziehenden Kraft eines Schleimes beruhen, der das Zelllumen grossentheils erfüllt und durch seine Quellung die Annuluszellen, die auf dem Kapselquerschnitt in natürlichem Zustande schmal bandförmig und radial gestreckt sind, unter Verkürzung ihres radialen Durchmessers ellipsoidisch aufbläht, (vgl. Dihm l. c. Tafel VII, Figg. 4 und 5), wobei die verdickte, feste, cuticularisirte Aussenfläche des Ringes der Querdehnung widersteht. Er erscheint mir nach der oben angeführten Erfahrung zweifelhaft, ob die quellende Substanz der Annuluszellen die Bezeichnung „Schleim" wirklich verdient. Denn man rechnet zu den charakteristischen Kennzeichen eines solchen gewöhnlich die Eigenschaft, aufgenommenes Wasser lange festzuhalten und somit nur sehr langsam auszutrocknen. Daher möchte ich die fragliche Quellsubstanz als feste Verdickungsmasse der Ringzellenwände ansprechen, die wegen ihrer hohen Quellbarkeit etwa mit den Verdickungsschichten der Quellzellen in der Scheidewand von Veronica-Kapseln und im Exocarp von Mesembryanthemumfrüchten[2]) in Parallele zu stellen ist. Sie ist im Ceratodon- wie im Funariaannulus hauptsächlich den Radialwänden angelagert, so dass das Lumen der Ringzellen, wenn man von oben auf den Ring herabsieht, nur einen schmalen Radialkanal bildet. Doch findet sie sich auch an der inneren und äusseren Tangentialwand. Dem entsprechend redet Dihm an einer Stelle von Schleim, „der die Wände überzieht".

Abgesehen von dieser redactionellen Ausstellung stimme ich jedoch mit Dihm's Erklärung der Formänderungen des Ringes in allem

---

1) l. c. pag. 294.

2) Vgl. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1883, pag. 339: Ueber einige Fruchtgehäuse, die ihre Samen bei Benetzung freilegen, nebst Berichtigung dazu l. c. pag. 360.

Wesentlichen überein. Ich möchte dieselbe etwa folgendermaassen formuliren.

Die äussere Grenzschicht der Wandung jeder Annuluszelle ist weniger quellungsfähig, als die innere Verdickungsmasse derselben. Da diese letztere nun bei reichlicher Wasserzufuhr ihr Volumen stark vergrössert, so wird die weniger quellbare Grenzschicht der Annuluszellen tangential gespannt. Ihre Fläche wäre im Verhältniss zum vergrösserten Zellvolum viel zu klein, wenn die ursprüngliche schmale und gestreckte Form der Zelle beibehalten würde, denn die Grenzschicht ist nicht dehnbar genug, um ihren Umfang dem neuen Zellvolum entsprechend zu vergrössern. Somit nähert sich die Gestalt der Zelle auf dem Querschnitte unter Verkürzung des radialen und Verbreiterung des quertangentialen Durchmessers mehr der Kreisform, weil dieser bei einem gegebenen Inhalt der kleinste Umfang zukommt.

Soviel über die Einzelzelle des Ringes. Wenn dieser in seiner Gesammtheit bei der geschilderten Querverbreiterung jeder Einzelzelle ungefähr seine Form bewahren sollte, so müsste selbstverständlich sowohl seine dem Inneren der Kapsel zugewandte Umfangslinie, als auch seine äussere Peripherie jener Querverbreiterung entsprechend wachsen. Dieser Längenzunahme des Umfangs ist nun auf der ursprünglichen Innenseite des Ringes kein Hinderniss in den Weg gelegt. Zwar kann sich die Flucht der inneren Tangentialwände der Annuluszellen nicht entsprechend dehnen. Dafür lösen sich aber diese Zellen dort theilweise von einander, indem sich ihre Radialwände in der Mittellamelle bis zu einer gewissen Tiefe spalten (s. Dihm l. c. Tafel VII, Fig. 5). Hierdurch gestatten sie, gemeinsam mit den ursprünglichen Tangentialwänden ebenso viele abgerundete Zacken darstellend, die Umfangsvergrösserung der morphologischen Innenseite des Ringes mit Leichtigkeit. Anders liegen die Verhältnisse an der äusseren Peripherie des Annulus. Hier wird die Spaltung der Radialwände von aussen durch den festen Zusammenhang der stark verdickten und cutisirten Aussenhaut unmöglich gemacht. Da diese der Dehnung ebenfalls nicht nachgibt, so kann sie nicht länger mehr die convexe Seite des Ringes bilden, sondern muss auf die concave rücken, indem dieser sich umgekehrt einrollt.

Kurz gesagt, wird demnach die Richtung der durch eine Aenderung des Wassergehalts hervorgerufenen Krümmungsänderung bei dem Laubmoosannulus, wie bei dem des Farnsporangiums und bei der Faserschicht der Antherenklappen durch die ungleichen Festigkeitsverhältnisse ihrer morphologischen Innen- und Aussenfläche be-

stimmt. Die treibende Kraft hat wie bei den Antheren vorzugsweise in den Radialwandungen ihren Sitz, deren innere Verdickungslagen sehr quellbar sind; jedoch greift diese Quellsubstanz auch auf die Tangentialwandungen über.

b) Peristom. Beobachtet man das Peristom der eben entdeckelten Ceratodon-Kapsel beim Austrocknen unter dem Mikroskop, so sieht man, wie sich seine 32 Zähne namentlich an der Spitze stark einwärts krümmen. Durch Querriegel im unteren Theil zu 16 Paaren verbunden, bilden sie insgesammt eine ungefähr eiförmige Reuse, in deren Innerem man einen Ballen Sporenstaub erblickt. In diesen Innenraum reichen auch die lockig gebogenen Enden der Zähnchen hinab.

Fig. 5*a* Fig. 5*b* Fig. 6

Fig. 5. Ceratodon purpureus. Peristomzahn im Profil. *a* trocken; *b* feucht. *e*—*e* äussere, *i* – *i* innere Lamelle.

Fig. 6. Ceratodon purpureus. Basis eines Peristomzahnes, Längsschnitt, Schema der Wandstruktur.

Wie Fig. 5*a* erkennen lässt, weichen die Gabelzinken eines Doppelzahnes, an Antilopenhörner erinnernd (daher wohl auch der Gattungsname) oben seitlich auseinander und greifen mit ihren eingerollten Enden, wie am besten ein Blick auf das Peristom von oben her wahrnehmen lässt, vielfach zwischen die Zinken von anstossenden oder gegenüberstehenden Zähnen ein. Der Beobachter der frisch entdeckelten Büchse findet aber vorläufig keine Zeit, um solche Einzelheiten genauer zu studiren; denn er wird zunächst durch das Bombardement gefesselt, das inzwischen seitens des Peristoms mit den Sporen als Wurfgeschossen eröffnet worden ist.

Unter dem Einfluss der unwillkürlichen Atemzüge des Beobachters sind nämlich die schlanken Endigungen des Mundbesatzes in fortwährender, hin- und hergehender Bewegung. Ihre Spitzen greifen,

bei zunehmendem Austrocknen sich stärker einwärts krümmend, mit ihren Locken in den Haufen des Sporenstaubes hinein und führen bei der Einwirkung des Hauches Partien desselben nach aussen mit sich, wo die Sporenkörnchen abtrocknen, während sie noch den Zähnchen anhaften. Das Abschleudern derselben kommt nun folgendermaassen zu Stande. Durch das Ineinandergreifen der 32 Endlocken des Peristoms werden die einzelnen Zinken desselben in den hygroskopischen Bewegungen, die sie bei voller Freiheit und Unabhängigkeit von einander ausführen würden, vielfach gehemmt. Namentlich tritt oft der Fall ein, dass Zähne, die nach auswärts streben, von anderen, deren Bewegung ebenfalls nach aussen gerichtet ist, infolge der Reibung einwärts oder seitlich mitgeführt werden, bis sie von diesen abgleiten und elastisch zurückschnellen. Hierbei werden nun die anhaftenden Sporen weggesprengt. Schon nach kurzer Beobachtungszeit findet man die nächste Umgebung des Käpselchens auf dem Objectträger mit derart abgeschleuderten Sporen bedeckt. In der freien Natur wird jedenfalls die Wirkung des Athemhauches durch Feuchtigkeit zuführende Luftströmungen, denen austrocknende folgen, ersetzt.

Aus der Untersuchung eines Zahnlängsschnitts im polarisirten Lichte können wir sofort entnehmen, warum die Krümmung des Peristoms beim Schrumpfen einwärts gerichtet ist. Von der Spitze bis an die Basis heran hat die Innenlamelle *i* nämlich Quer-, die äussere Längsstruktur. (S. den oberen Theil der Fig. 6.) Nun nimmt man aber an trockenen Büchsen, die bereits seit längerer Zeit geöffnet sind, wahr, dass ihre Peristomzähne durch eine auswärts gerichtete Krümmung ihrer Basis von einander entfernt worden sind; auch die völlig ausgetrockneten Einzelzähne zeigen stets an der Basis eine entschiedene Concavität ihrer Aussenseite (vgl. Fig. 5 *a*, von *u* bis unten). Der Polarisationsapparat lehrt, dass sich bei *u* der Fig. 6 auch das optische Verhalten beider Lamellen umkehrt; auf der ganzen nach dem Schrumpfen auswärts gekrümmten Strecke ist die Hauptschrumpfungsaxe in der Innenlamelle längsgestellt; die äussere erweist sich auch im gewöhnlichen Lichte sehr deutlich geschichtet, und diese Schichten haben einen ähnlichen Verlauf, wie bei Amblystegium (s. S. 138 Fig. 3) und Verwandten. Da diese Anordnung der Schichten es nach sich zieht, dass die Hauptschrumpfungsaxen in dem Basaltheil der Aussenlamelle grossentheils radial gerichtet sind, so bedingt sie hierdurch auch die starke Längsschrumpfung dieser Wandmasse und damit die Auswärtskrümmung der Zahnbasis.

Es fragt sich, ob die besprochene plötzliche Aenderung in der Bauconstruction, die an der Basis der Zähne eintritt, vielleicht für die Ausstreuung der Sporen von Vortheil ist. Wie schon gesagt, wird durch sie bei fortgeschrittener Austrocknung der Büchse ein Auseinanderweichen der anfänglich eng zusammengeneigten Reusenstäbchen des Peristoms bewirkt. Nun ist es wohl denkbar, dass die Ausstreuung des im Grunde der Büchse zurückgebliebenen Sporenstaubes, der den einwärts tauchenden Reusenenden nicht mehr erreichbar und somit dem Schleudermechanismus entzogen ist, nunmehr der Wirkung der Windstösse allein überlassen werden soll, und dass die Ausgangspforte der Sporen deshalb erweitert wird, damit diese durch den Stoss oder die saugende Wirkung des Luftzuges leichter herausgewirbelt werden können. Es lässt sich aber anderseits auch wohl vorstellen, dass die abweichende Construction der Zahnbasis schon in dem Schleudermechanismus eine Rolle spielt. Zweifellos ist nämlich dieser Theil des Mundbesatzes weniger hygroskopisch, als die schlanken Fäden, die er trägt. Wir haben nun schon am Schlusse des allgemeinen Theils (s. S. 138—142) auseinander gesetzt, wie durch die ungleiche Empfindlichkeit der Zahnpartien sowohl bei der Wasseraufnahme, wie namentlich bei der Wasserabgabe oszillatorische Ruckbewegungen zu Stande kommen können. Dasselbe ist möglicherweise bei dem Ceratodon-Peristom, wenn Aenderungen seines Gehaltes an Feuchtigkeit eintreten, auch der Fall, indem jeder Zahn z. B. bei Verminderung desselben durch die stärkere Einkrümmung des fädigen Theils zuerst nach innen und darauf durch die nachträgliche Krümmungsänderung der derberen Basis wieder um einen gewissen Betrag nach aussen geführt werden würde. Damit wäre auch die ungemein grosse, geradezu unruhige Beweglichkeit des Ceratodon-Peristoms verständlich geworden. In der That macht sich die Concavität an der Aussenseite der Basis auch an einem abgelösten Einzelzahn, wenn man ihn der Austrocknung überlässt, erst später bemerkbar, als diejenige an der Innenseite des grösseren übrigen Theiles. Zu einer sicheren Entscheidung der Frage nach dem wirklichen Einfluss des basalen Peristomtheils auf den ganzen Schleudermechanismus bin ich jedoch nicht gelangt.

2. Barbula unguiculata (muralis und subulata).

Die 32 langfädigen Peristomzähne von Barbula sind bekanntermaassen bereits in der geschlossenen Kapsel schraubig gekrümmt und umschliessen, eng an einander gelagert (bei subulata unten verwachsen)

einen röhrigen Raum. Beim Austrocknen der geöffneten Kapsel winden sie sich, das Rohr oben verschliessend, namentlich an der Spitze etwa schopf- oder zopfartig zusammen. An der Basis treten sie dagegen bei B. unguiculata unter bauchiger Krümmung, die ihre Convexität nach aussen wendet, aus einander, so dass dort zwischen ihnen Spalten entstehen, aus welchen der Sporenstaub herausgeschüttelt werden kann. Man vergleiche die Fig. 3 in Goebel's Abhandlung, auf welche wir weiter unten noch zurückkommen werden.

Bei der Befeuchtung verringern die Peristomfäden die Zahl ihrer Windungen erheblich und, indem sie sich strecken, verschwindet der gedrehte Schopf des Rohrgipfels, sowie die korbartige Ausbauchung seiner Basis. Da aber die steiler aufsteigenden Windungen der feuchten Bartfäden nun loser neben einander liegen, so finden sich auf der mittleren und oberen Strecke des Rohres nunmehr breitere Spalten als zuvor. Bei Barbula muralis sieht man nach Regenzeiten die einzelnen Peristomfäden oft ganz von einander gelöst, nur noch schwach schraubig gekrümmt und sogar büschelförmig gespreizt. Beim Austrocknen drehen sie sich aber auch in solchen Fällen sofort wieder schraubig ein und um einander.

Alle diese Thatsachen sprechen dafür, dass die innere Lamelle dieser Fäden in der Richtung ihrer Schraubenlinie bei der Benetzung stärker quillt und dem entsprechend beim Wasserverlust in höherem Maasse schrumpft, als die äussere. Um diese Vermuthung zu prüfen, wurden die Schraubenfäden eines angefeuchteten Bärtchens von B. unguiculata durch Schnitte in so kurze Stücke zerlegt, dass diese in feuchtem Zustande nur noch etwa kommaförmig gekrümmt waren und eine nahezu ebene Kurve bildeten. Beim Austrocknen krümmten sich solche Bruchstücke der Erwartung entsprechend sofort nach innen, manchmal so stark, dass sich ihre Gestalt der Kreisform näherte; angehaucht gingen sie wieder in die flache Bogenform zurück. Das Gleiche wurde an den freien Peristomenden von B. subulata constatirt.

Im polarisirten Lichte erwies sich die Reaction der beiden Lamellen so schwach, dass es nicht wohl gelingt, ein sicheres Urtheil über sie abzugeben, wenn man nicht die entgegengesetzten Färbungen derselben Lamelle an verschiedenen Stellen des Gesichtsfeldes gleichzeitig vor Augen hat. An kreisförmig gekrümmten Bruchstücken, die dem eben angeführten Versuche entstammten und trocken in Canadabalsam untersucht wurden, liess sich jedoch mit Sicherheit constatiren, dass die hygroskopischen Krümmungen

des Peristoms auch hier mit der gegensätzlichen Wandstruktur beider Lamellen zusammenhängen.

In der Fig. 7 habe ich versucht, die optische Reaction eines solchen Bruchstückes wiederzugeben, wie sie sich ungefähr darstellt, wenn man das Gypsblättchen Gelb I benutzt. Dasselbe liefert nämlich im Verein mit der Profilwirkung des Zahns bei der Subtraktion Weiss, bei der Addition Bräunlichgelb, also Farbennuancen, die sich durch ihre ungleiche Lichtintensität von einander abheben Die Stellen des Gesichtsfeldes, die im polarisirten Lichte dunkler erscheinen, sind in der Figur 7 punktirt. An jeder in solcher Weise markirten Stelle sind nach dem Gesagten in beiden Lamellen die Hauptschrumpfungsaxen (Substanztheilchen) in der Richtung des Pfeiles $g—g$ gestreckt; in der unmittelbar an sie anstossenden Region der Schwesterlamelle, da diese hell erscheint, sind jene Axen zu dieser Pfeilrichtung senkrecht gestellt. Durchmustert man nach diesem Gesichtspunkte die einzelnen Partien der beiden Lamellen, so wird man dem Schlusse zustimmen, dass die äussere von ihnen (in der Richtung der Schraubenlinie) Längs-, die innere Querstruktur aufweist.

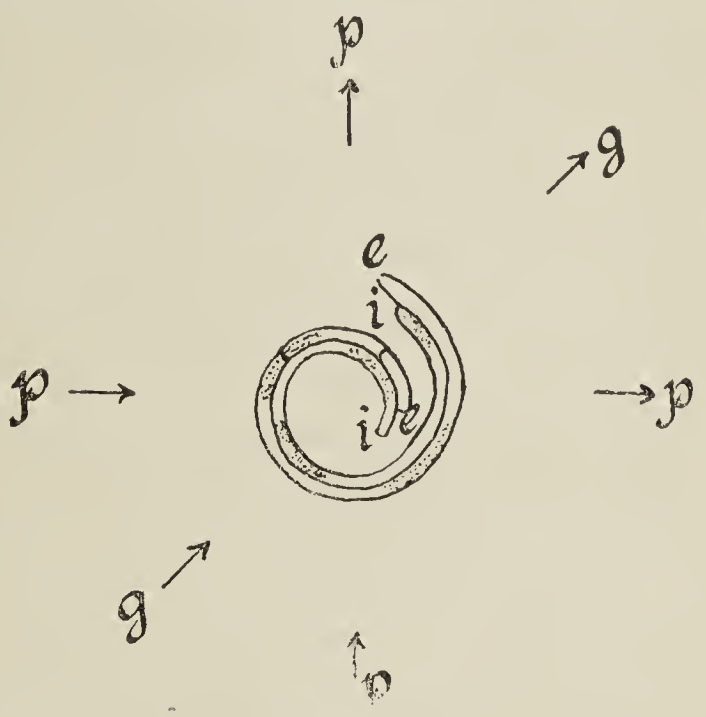


Fig. 7. Barbula unguiculata. Zahnbruchstück, ausgetrocknet, im Profil. $p—p$ die Lage der Ebenen des Polarisators und Analysators an, $g—g$ die kürzere optische Axe des Gypsblättchens Gelb I, $e—e$ und $i—i$ Aussen- und Innenlamelle des Zahns.

Man könnte nun noch im Zweifel sein, ob bei B. unguiculata auch die bauchige Erweiterung der Peristombasis, die oben erwähnt und von Goebel (l. c. Fig. 3) bildlich dargestellt worden ist, durch die nachgewiesene Strukturdifferenz ihre Erklärung findet. Diese korbartige Bildung kann ja nur in der Weise zu Stande kommen, dass die Wurzelstücke der Peristomfäden nach aussen gerichtet werden. Somit liegt die Vermuthung nahe, ob sich etwa wie bei Ceratodon das Strukturverhältniss in ihrem Bereiche umkehrte. Das ist jedoch nicht der Fall: schneidet man das Peristom nahe seiner Basis ab, so schlagen sich die an der Büchse noch zurückgebliebenen Zahnstümpfe beim Austrocknen ebenfalls nach innen ein, wie wir es an den vorher besprochenen Bruchstücken aus der Peristommitte beobachten konnten.

Die Ausbauchung der Peristombasis ist somit lediglich darauf zurückzuführen, dass die eben erwähnten Wurzelstücke nicht nur an ihrer Basis fest mit der Büchse verbunden, sondern auch mit ihrem oberen Ende an dem Umfang des Peristomrohrs fixirt sind. Die convexe Ausbauchung ihrer Aussenseite ist ihnen unter diesen Umständen durch die starke Schrumpfung der Innenlamelle aufgezwungen; sie wird nur dadurch möglich, dass zugleich der obere Theil des Peristomrohrs an die Büchsenmündung herangezogen, das ganze Rohr also verkürzt wird. Der Unterschied im Verhalten des untersten und des übrigen Theiles des Peristoms tritt auch bei B. muralis, wenn auch weniger klar hervor, als bei unguiculata. Auch bei dem trockenen Bärtchen von muralis bemerken wir nämlich an der Basis Spalten zwischen den Bartfäden, während oben das Peristom durch seine vielfachen eng gedrängten Windungen nach aussen gänzlich abgeschlossen ist. Dieser Unterschied rührt zunächst daher, dass der mittlere Durchmesser der Peristomröhre bei weitem kleiner ist, als der der Büchsenmündung, an der das Peristom angeheftet ist, zweitens davon, dass der Elevationswinkel unter dem die Basis der Schraubenfäden ansteigt, grösser ist, als der den oberen Windungen zukommende. Aus beiden angeführten Ursachen ist es nicht möglich, dass sich die Wurzelstücke der Bartfäden in gleichem Maasse zopfartig drehen wie ihr schrumpfender oberer Theil. Die vorwiegende Schrumpfung ihrer Innenlamelle kann sich nur durch eine Concavität der Innenseite der Zahnwurzel äussern, ohne dass sie die steile Lage derselben erheblich zu ändern oder den oberen und unteren Anheftungspunkt des concav gewordenen Stücks radial zu verschieben vermag. Da nun die mittleren Partien der concav einwärts gekrümmten Wurzelstücke hierbei nach aussen bewegt werden, müssen breitere Spalten zwischen ihnen entstehen, als in der geschlossenen Kapsel vorhanden waren.

3. Pylaisia polyantha.

Dieser Gattung ist bereits gelegentlich (S. 142) gedacht worden, weil der Bau ihres Peristoms von dem, den ich bei ihren nächsten Verwandten angetroffen habe, stark abweicht.

Man vergleiche nur die beistehende Fig. 8*a* von Pylaisia mit Fig. 3, S. 138 von Amblystegium, so wird man finden, dass die Innenlamellen, abgesehen davon, dass Pylaisia weit mehr radial verlaufende Schichten aufweist als Amblystegium, einigermaassen im Bau übereinstimmen, dass jedoch der quergestreifte Theil der Aussenlamelle, der sich bei Amblystegium über den weitaus grösseren Theil der

Zahnlänge erstreckt, bei Pylaisia gänzlich fehlt. Er ist bei P. polyantha auch in der Nähe der Basis nicht aufzufinden. Die Aussenlamelle dieser Species besitzt vielmehr ganz ähnliche Struktur, wie der Spitzentheil des Amblystegium-Zahnes; ihre Hauptschrumpfungsaxe ist, abgesehen von den kleinen Resten der Radialwandansätze, längsgerichtet. Es ist daher leicht verständlich, dass sich jeder Zahn des äusseren Mundbesatzes von Pylaisia beim Schwinden des Imbibitionswassers in seiner ganzen Länge ohne Oszillation nach innen einkrümmt (s. Fig. 8 *b*). Dem entspricht das Bild, welches das ganze Peristom im trockenen und benetzten Zustande darbietet (s. Fig. 9 *a* u. *b*).

Fig. 8 *a*

Fig. 8 *b*

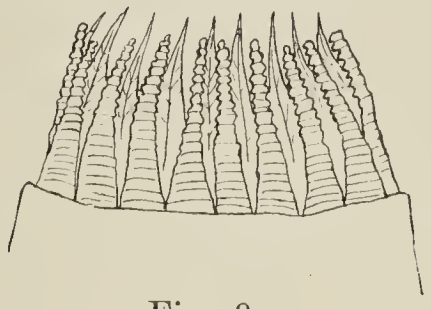


Fig. 9 *a*

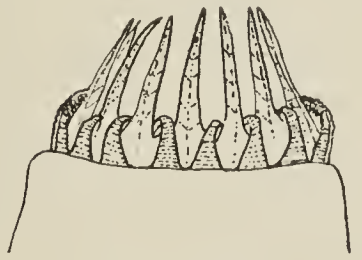


Fig. 9 *b*

Fig. 8. Pylaisia polyantha. Spitze eines äusseren Peristomzahnes, im Profil. *a* Feucht, mit Strukturschema; *b* trocken.

Fig. 9. Pylaisia polyantha. Peristom. *a* Feucht; *b* trocken.

Bemerkenswerth ist in unserer Fig. 8 *b* die schmaldreieckige Form, in welche die Zacken der Innenlamelle aus der blattartig gedunsenen, bauchigen des feuchten Peristoms (s. Fig. 8 *a*) beim Wasserverlust übergehen. Sie bietet einen Beleg für die starke Längsschrumpfung ihrer radial gerichteten Schichtencomplexe, deren Verlauf übrigens auch hier aus der optischen Reaction erschlossen, nicht unmittelbar beobachtet worden ist.

Gruppe B. Orthotrichum, Grimmia, Dicranum, Dicranella, Fissidens, Funaria.

Peristome mit vorwiegender Längsstruktur der inneren und Querstruktur der äusseren Lamelle in dem Längsschnitt.

1. Orthotrichum diaphanum (affine und anomalum).

Das Verhalten des äusseren Peristoms von Orthotrichum wird

durch einen Vergleich mit dem Mundbesatz von Ceratodon leicht verständlich. Sieht man von dem basalen Theile dieses letzteren ab, so erhält man ein im Wesentlichen richtiges Bild von der Struktur eines Längsschnittes durch das erstere, wenn man beide Lamellen vertauscht denkt: Bei Ceratodon hat die innere Quer-, die äussere Längsstruktur, bei Orthotrichum finden wir das Umgekehrte; daher dort Einwärts-, hier starke Auswärtskrümmung beim Austrocknen (s. Fig. 10).

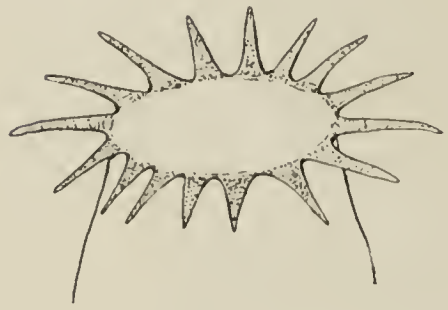


Fig. 10.
Orthotrichum diaphanum. *a* Mündung der trockenen Büchse ohne Innenperistom; *b* Einzelzahn, Längsschnitt mit Strukturschema.

Der Aufbau der äusseren Lamelle gibt sich übrigens bereits im gewöhnlichen Lichte durch deutliche Radialstreifung zu erkennen, wie wir sie von Amblystegium und Verwandten (s. S. 139) erwähnt haben.

Bei Betrachtung der Fig. 10 *a* drängt sich wohl die Frage auf, ob das auffällig starke Abspreizen der Zähnchen beim Trocknen nicht den Uebelstand nach sich ziehe, dass die Sporen nach dem Oeffnen der Kapsel grösstentheils sofort aus ihr herausfallen, statt allmählich ausgestreut zu werden. Hierzu ist zunächst zu bemerken, dass in der Fig. 10 *a* die feinen Fäden des Innenperistoms, die bei O. diaphanum zwischen den auswärts gerichteten äusseren Zähnen aufgerichtet stehen, nicht gezeichnet sind. Bei O. urnigerum legen sich diese nach Goebel's Angabe beim Schrumpfen quer über die Büchsenmündung hinüber und vermögen also den Austritt grösserer Sporenballen zu hindern; bei O. callistomum wird nach Goebel die Austrittspforte der Büchse sogar durch eine feste Siebplatte verschlossen (s. Goebel l. c. Fig. 5 und 6). Solche Schutzvorrichtungen mögen bei O. diaphanum überflüssig sein, weil die Kapsel scheinbar stiellos zwischen den Hüllblättern des niedrigen Räschens zum Theil eingesenkt und straff aufrecht oder schräg aufwärts gestellt ist, so dass schon ein regerer Luftzug erforderlich ist, um die Sporen aus dem Behälter aufzuwirbeln oder auszuschütteln. Wie Goebel ebenfalls bereits richtig hervorgehoben hat, steht der Oeffnungsmodus von Orthotrichum offen-

im Zusammenhang mit dem Standort dieser Moose. Denn sie finden sich vorzugsweise an Stellen, die dem Luftzuge exponirt sind, nämlich auf Mauer- und Felswänden, sowie auf Baumrinden. Andere Orthotrichum-Arten besitzen allerdings etwas längere Kapselstiele (Gattung Ulota). Hierher gehört beispielsweise O. anomalum; bei dieser sind jedoch die äusseren Peristomzähne nicht flach ausgebreitet, wie bei O. diaphanum, sondern aufrecht gestellt.

2. Dicranum scoparium, Dicranella heteromalla, Fissidens taxifolius, Grimmia pulvinata, Funaria hygrometrica.

Die eben berührten Verhältnisse bei Orthotrichum vermitteln uns das Verständniss der Thatsache, dass bei den langgestielten und zum Horizont meist stärker geneigten Kapseln der oben genannten Moose

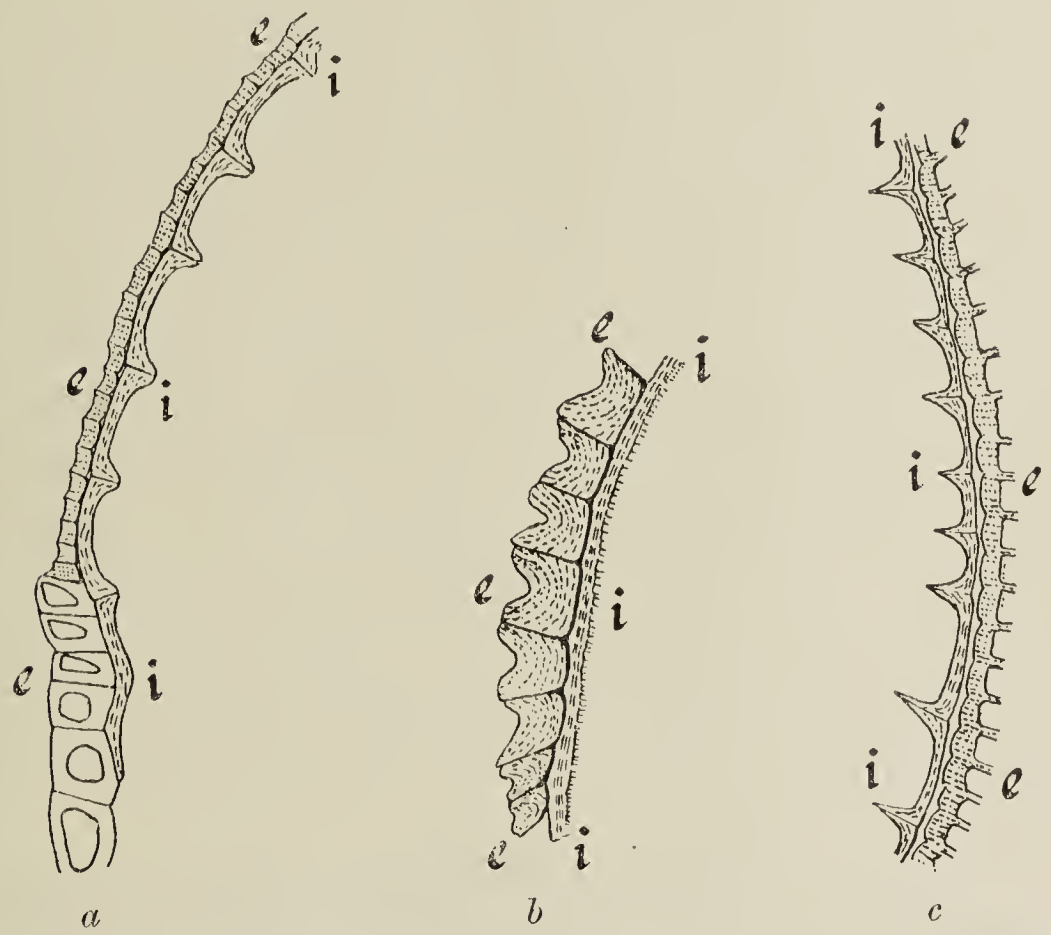


Fig. 11. Längsschnittstücke von äusseren Peristomzähnen mit Strukturschema. *a* von Dicranella heteromalla (Basis); *b* von Grimmia pulvinata (Basis); *c* von Fissidens taxifolius (Mitteltheil).

die Auswärtsbewegungen der schrumpfenden Zähne ihres äusseren Mundbesatzes soweit beschränkt sind, dass diese entweder für sich oder im Verein mit dem inneren Peristom auch im trockenen Zustande noch eine Reuse über der Büchsenmündung herstellen, durch welche die allmähliche Aussaat der Sporen gesichert wird. Die Fig. 11 zeigt, dass der Aufbau der Peristomlamellen bei diesen Gattungen im Wesentlichen mit dem für Orthotrichum entworfenen

Bilde übereinstimmt. Sie liefert zudem auch einige Aufschlüsse über die Mittel, durch welche die Einschränkung der Auswärtsbewegung gegenüber O. diaphanum erzielt ist. Zunächst fällt es auf, dass bei allen in der Ueberschrift genannten Arten mit Ausnahme von Grimmia (s. Fig. 11 *b*) die ausschliessliche Längsstruktur der Innenlamelle nicht überall festgehalten ist. Die Längsstruktur ist nämlich durch Ansätze von Radialwänden mit Querstruktur unterbrochen, die ihren Einfluss auf das Maass der longitudinalen Schrumpfung umsomehr geltend machen, je näher sie an einander gerückt sind.[1]) Die Mächtigkeit der radial strukturirten Aussenlamelle ist im Vergleich zur inneren bei Orthotrichum beträchtlich grösser als bei den eben erwähnten Gattungen. Bei Fissidens hört ausserdem die Radialstruktur der äusseren Lamelle schon eine Strecke unterhalb der Spitze auf, da wo die Zähnchen sich fädig verschmälern. Diese dünnen Endigungen unterliegen daher der Auswärtskrümmung beim Trocknen nicht mehr; sie erscheinen vielmehr knieförmig über die Büchsenmündung hinübergebogen. Bei Grimmia ist allerdings die Aussenlamelle wie bei Orthotrichum weit dicker als die innere; ihre Substanz besitzt aber nur zum Theile Querstruktur. Wie Fig. 11 *b* zeigt, ist sie nämlich geschichtet und eine erhebliche Anzahl der Schichtenlinien des Längsschnitts verläuft nicht radial, sondern längs. Die Figur bezieht sich nur auf die Zahnwurzel; nach oben hin nimmt die Länge der Stücke, aus welchen die bezeichnete Lamelle aufgebaut ist, mehr und mehr zu (nach Art der Fig. 11 *a i—i*), so dass mithin nach jener Richtung auch in der Aussenlamelle die längs strukturirte Substanz dem entsprechend zunimmt. Bei Funaria ist die Auswärtsbewegung der äusseren Peristomzähne dadurch gehemmt, dass diese an der Spitze durch ein siebartiges Gebilde verbunden sind.[2])

Gruppe C. Hypnum cupressiforme, Amblystegium serpens, Plagiothecium silesiacum und silvaticum, Rhynchostegium murale, Brachythecium velutinum und Rutabulum, Camptothecium lutescens, (Homalothecium sericeum) — Neckera complanata, Homalia trichomanoides — Mnium cuspidatum; Bryum nutans, capillare und argenteum.

Die charakteristische Eigenthümlichkeit der Peristome dieser Gruppe, die sich sowohl bei der Verdunstung des Imbibitionswassers

1) Ihre Zahl nimmt nach der Zahnbasis hin zu.

2) Bei Funaria und Dicranella ist die Radialstruktur der äusseren Lamelle auch auf dem Querschnitt als deutliche Streifung zu erkennen. — In der Flächenansicht zeigen die hierhergehörigen Gattungen ausser Grimmia auf der Aussenlamelle Längsstreifung. (In der nächsten Gruppe findet sich Querstreifung.)

als bei nachfolgendem Wasserzusatz in einer hin- und hergehenden Bewegung äussert, ist bereits im allgemeinen Theil (S. 138 ff.) besprochen und durch die Fig. 2 und 4 S. 137 u. 141 erläutert worden. Zwar tritt eine solche Oszillation in geringen Grenzen auch schon bei Funaria hygrometrica hervor. Trotzdem ist diese bei der vorigen Gruppe belassen worden, in die sie sich infolge des Baues ihrer Aussenlamelle besser einfügt. Wie nämlich in der Anmerkung d. vor. S. erwähnt ist, weisen die meisten zur vorigen Gruppe gestellten Peristome auf der Flächenansicht der Aussenlamelle Längsstreifung und dieser entsprechende optische Reaction auf. Hiernach ist bei diesen (abgesehen von Grimmia) die kürzeste Schrumpfungsaxe der Aussenlamelle nicht längs, sondern quer tangential gerichtet.

Anders ist es bei den Angehörigen der Gruppe C. Auch bei ihnen verläuft wie bei Gruppe B die längste Schrumpfungsaxe der Aussenlamelle radial, die kürzeste dagegen nicht quer, sondern in der Längsrichtung des Zahnes. Dies gibt sich nicht nur durch die optische Reaction, sondern fast durchweg auch auf der Flächenansicht der äusseren Lamelle durch eine scharf ausgesprochene Querstreifung zu erkennen. Dass diese Querstreifung sich auch auf dem radialen Längsschnitt sehr auffällig zeigt, ist bereits früher (S. 138 Fig. 2) betont worden. Auf dem Querschnitt tritt sie als Radialstreifung bei Bryum nutans, Mnium roseum und Hypnum Schreberi ebenfalls sehr klar hervor; bei anderen Gattungen wie Rhynchostegium und Amblystegium, die in dieser Hinsicht geprüft wurden, sowie bei Hypnum cupressiforme liess sich die Radialstruktur des Querschnitts wenigstens aus der Polarisationsfarbe mit Sicherheit erschliessen. — Diese Bemerkungen beziehen sich jedoch nur auf den Theil der Membran, der von der Basis bis zum Zahnbug reicht (also bis zum Punkte *m* in der Fig. 2 S. 138), wo auf dem Längsschnitt der Peristomzähne die Radialstruktur der Aussenlamelle aufhört und die Längsstruktur an ihre Stelle tritt. In dem von hier an gerechneten Zahnende, in dem somit beide Lamellen in qualitativer Hinsicht z. Th. analoge optisch Reaction zeigen (zugleich Additions- oder Subtractionsfarbe aufweisen) überwiegt beim Schrumpfen stets die Innenlamelle, ev. infolge höheren Wassergehalts. Daher unterliegt dieser obere Zahnabschnitt beim Schrumpfen immer, ohne Oszillation zu zeigen, einer Einwärtskrümmung (s. Fig. 2 *c* S. 137). Im Uebrigen sei bez. der Hauptstadien der hygroskopischen Bewegungen, die der äussere Mundbesatz bei den hierher gehörigen Moosen durchmacht, auf die Figg. 1, 2 und 4, sowie auf die früheren Bemerkungen zu ihnen (S. 138 ff.)

verwiesen. Zur Ergänzung von Fig. 1 sei hier noch die Form des äusseren Peristoms dargestellt, welche dasselbe sofort nach dem Verdunsten der benetzenden Flüssigkeit annimmt.

Die in diesen Figuren skizzirten hygroskopischen Erscheinungen kommen allen Angehörigen dieser Gruppe zu. Alle stimmen auch im Wesentlichen in Bezug auf die Wandstruktur der Lamellen, wie sie die Fig. 2 zur Anschauung bringt, überein. Es erübrigt noch, auf die Verhältnisse im Einzelnen etwas genauer als früher einzugehen.

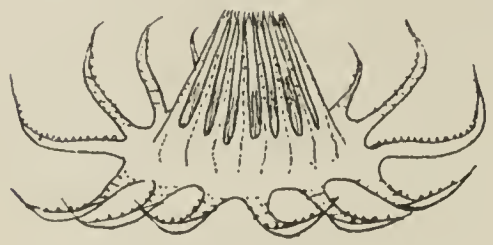


Fig. 12. Brachythecium velutinum. Mundbesatz. Erste Trockenform.

Wir haben uns nämlich im Eingang der Einfachheit halber auf die Besprechung der krümmenden Wirkungen beschränkt, welche jede der beiden Lamellen bei der Aenderung des Wassergehaltes auf die andere ausübt. Wenn man aber Längsschnitte isolirter Lamellen prüft, so stellt sich heraus, dass sich das Spiel der hygroskopischen Bewegungen dadurch complicirt, dass jede Lamelle für sich ohne Mitwirkung der anderen bei wechselndem Wassergehalt einer Krümmungsänderung unterliegt. Vergleichen wir zunächst die Formen eines Stücks der Innenlamelle vom äusseren Peristom des Amblystegiums serpens im benetzten und trockenen Zustand miteinander (s. Figg. 13 *a* und *b*).

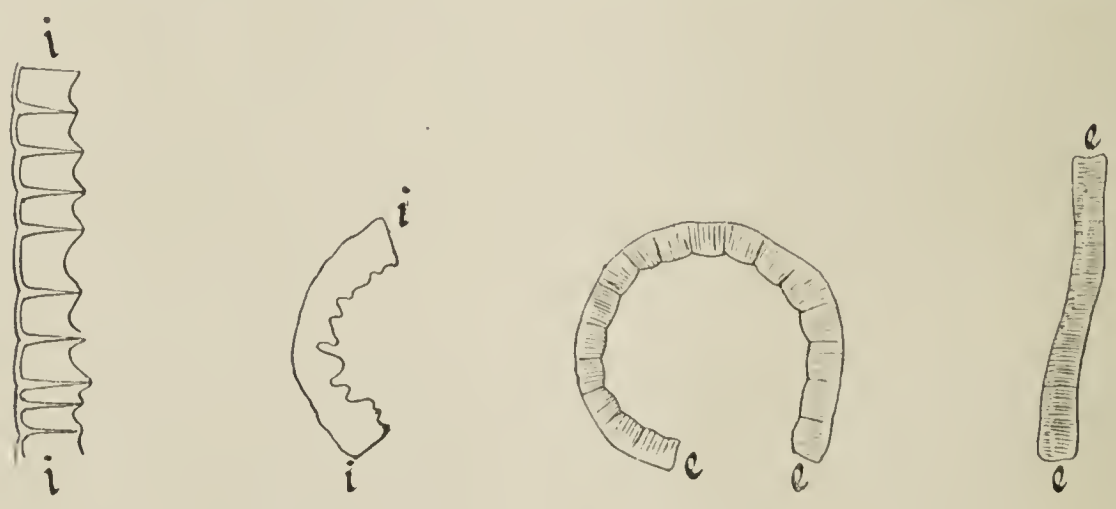


Fig. 13. Amblystegium serpens. Längsschnittstücke isolirter Lamellen. *a* und *b* Innenlamelle im benetzten und trockenen Zustande; *c* und *d* Aussenlamelle desgleichen.

Es hat sich beim Austrocknen nicht bloss contrahirt, sondern auch einwärts gekrümmt; im feuchten Zustand war es gerade gestreckt. Die Trockenkrümmung erklärt sich sehr leicht, wenn man bedenkt, dass die Hauptschrumpfungsaxen der convexen Seite der Fig. 13 *b* durchweg längs-, die der concaven grossentheils quergerichtet sind. Auch in

der Aussenlamelle ist aber offenbar eine sehr schmale Zone vorhanden, welcher die bisher vielfach erwähnte Radialstruktur nicht zukommt. Es ist die Zone, welche bei Pylaisia gewissermaassen allein übrig geblieben ist (s. Fig. 8 *a* S. 151). Sie stösst unmittelbar an die Schwesterlamelle an und veranlasst, dass sich auch die Aussenlamelle der hierhergehörigen Gattungen beim Wechsel des Wassergehalts nicht bloss dehnt und verkürzt, sondern bei Wasseraufnahme sehr energisch einwärts krümmt, um sich beim Trocknen wieder annähernd gerade zu strecken (s. Figg. 13 *c* und *d*).

Es bedarf keiner langen Ueberlegung, um einzusehen, dass diese Einzelspannungen jeder Lamelle wohl geeignet sind, um die gegenseitigen Wirkungen der Lamellen auf einander, wie sie früher aus einander gesetzt worden sind, beim Zustandekommen der Oszillationsbewegungen zu unterstützen. Namentlich dürften die kleineren Ruckbewegungen, die sich an den isolirten äusseren Peristomzähnen beim Uebergang aus dem ersten Schrumpfungsstadium äusserster Rückwärtskrümmung in den Dauerzustand der Austrocknung nicht selten bemerkbar machen, in dem Zusammenwirken der oben angegebenen Factoren ihre Erklärung finden, da sie kaum auf den unmittelbaren Einfluss schwacher Luftströmungen allein zurückführbar sein dürften.

Wie bei Ceratodon ist nun der Schleudermechanismus der hiergehörigen Mooskapseln auf die hin- und hergehenden Bewegungen der äusseren Peristomzähne basirt. Ob er allen in der Ueberschrift aufgezählten Gattungen zukommt, wurde nicht mit Sicherheit constatirt. Direct beobachtet wurde das Abschleudern der Sporen von mir bei Brachythecium velutinum und flavescens, Rhynchostegium murale, Amblystegium serpens, Camptostegium lutescens, Plagiothecium silesiacum und Bryum nutans.

Um diese interessante Erscheinung genauer zu verfolgen, wählt man am besten eine eben entdeckelte Kapsel und benetzt deren Mundbesatz, wenn er bereits eingekrümmt ist, durch Eintauchen in Wasser. Unter dem Mikroskop schlagen sich dann die äusseren Peristomzähne sehr bald weit nach aussen, wie es Fig. 12 (vor. S.) darstellt. Dabei streifen die Radialwandzacken ihrer Innenlamelle an den Fortsätzen des inneren Mundbesatzes her und ergreifen diese gewissermaassen für einen Moment; dadurch werden die an sich unbeweglichen aber elastischen Zähne und Wimpern des inneren Peristomkreises passiv mit nach aussen geführt, bis sie abgleiten, elastisch zurückschnellen und die anhaftenden Sporen abschleudern. Dieser Vorganz ist also ganz dem bei Ceratedon geschilderten analog, nur ist hier eine Arbeits-

theilung eingetreten. Der innere Mundbesatz, der bei Ceratodon fehlt, hat vorzugsweise das Abschleudern übernommen, der äussere ertheilt dem inneren die hierzu nöthige potentielle Energie.

Die erste Auswärtsbewegung der Aussenzähne bringt übrigens nur die Eröffnung der Schleuderthätigkeit. Aus dem Früheren ist bekannt, dass diese Zähne beim weiteren Austrocknen sehr bald zurückkehren und ihre Enden mehr als zuvor einwärts neigen. Bei der Beobachtung mittels des Mikroskopes bedarf es bloss eines geringen Hauches, um die Fortsetzung der Schleuderthätigkeit der Zähne zu verfolgen. Bei jeder Auswärtsbewegung der äuseren Zähne wiederholt sich das vorher geschilderte Schauspiel. Immer greifen ihre Zacken aufs Neue in die Fortsätze des inneren Mundbesatzes ein und nehmen sie eine Strecke weit nach aussen mit, bis diese zurückschnellen. Namentlich bei der Benetzung tauchen ihre Enden tief in die Büchsenmündung hinein und nehmen dann beim Austrocknen ein erhebliches Quantum des Sporenstaubes nach oben mit, um es dem inneren Peristom zum Abschleudern zu übergeben. Löst man unter dem Simplex das äussere Peristom ab, so unterbleibt bei Benetzung und Austrocknung jede Bewegung des inneren. —

Ueberblicken wir nun zum Schluss das Gesammtergebniss unserer Untersuchung, so lässt sich wohl behaupten, dass wir durch die Berücksichtigung der Wandstruktur des Moosperistoms im Grossen und Ganzen zu einem befriedigenden Verständniss seiner Functionen gelangt sind, wie dies ohne Kenntniss seines inneren Baues nicht möglich gewesen wäre.

Lippstadt, 11. Juli 1897.

Ueber Regeneration bei den Selaginellen.

Von
Dr. J. Behrens (Karlsruhe).

Die im Nachfolgenden mitzutheilenden Beobachtungen sind schon vor längerer Zeit, wesentlich im Winter 1893/94, gemacht. Die Absicht, dieselben weiter zu verfolgen, ist bisher stets an anderen Aufgaben gescheitert und dürfte auch in Zukunft kaum jemals zur Ausführung gelangen. Immerhin sind auch die damals erzielten Ergebnisse nicht ohne Interesse, so dass eine Mittheilung derselben gerechtfertigt sein dürfte.

Es handelt sich zunächst um die Frage, ob und in welcher Weise kürzere oder längere Stengelabschnitte von Selaginella sich wieder zu einer neuen Pflanze ergänzen, und diese Frage wurde mir nahegelegt durch den Wunsch, die Bedingungen näher kennen zu lernen, unter denen die Wurzelträger bei der Gattung Selaginella sich in beblätterte Sprosse verwandeln. Daran schlossen sich dann noch einige weitere Versuche.

Die Art, welche in der Hauptsache das Material zu den Experimenten bot, war meist die unter dem Namen Selaginella inaequalifolia im botanischen Garten der technischen Hochschule kultivirte Form. Wie bei den meisten andern Arten, zeichnen sich die beblätterten Sprosse dieser Form von der ersten Dichotomie an aus durch eine ausgeprägte Anisophyllie, welche den meisten Selaginellen zugleich mit dem Plagiotropismus des Sprosssystems das charakteristische Aussehen verleiht. Orthotrop sind ausser den Wurzeln, sowie den auf der Dorsal- und Ventralseite der Sprosse in den Dichotomiewinkeln entstehenden Wurzelträgern nur die isophyllen Sporangienstände und der Keimspross bis zur ersten Dichotomie, die aber schon über dem ersten Blattpaare erfolgt. Nach Pfeffer[1]) ist die Dorsiventralität, einmal ausgebildet, inhärent und kann nicht durch Umkehrung der Beleuchtung in ihr Gegentheil verkehrt werden, während allerdings ursprünglich die Dorsiventralität der plagiotropen Sprosse bei Selaginella vielleicht durch das Licht inducirt wird. Wenigstens gibt Hofmeister an, dass die Anisophyllie bei Lichtausschluss eine

1) Pfeffer, Studien über Symmetrie und specifische Wachsthumsursachen. Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg. I. 1871. pag. 94.

viel weniger ausgeprägte wird.[1]) Eine Verminderung der Dorsiventralität beobachtete übrigens auch Pfeffer für die in umgekehrter Lage dem Licht exponirten Triebe.[2])

Bezüglich der Regenerationsfähigkeit der Selaginellen gibt Hofmeister als eine bekannte Thatsache an, dass das kleinste Bruchstück des Stengels von Selaginella im Stande ist, bei geeigneter Behandlung (auf lockerem Boden feucht und warm gehalten) eine neue Pflanze zu entwickeln.[3]) In den Winkeln, welcher die in die Blätter sich abzweigenden Gefässbündel mit den Gefässbündeln des Stengels bilden, bilden sich Adventivsprosse, welche die Rindenschicht des Stengels durchbrechen und sich zu einer neuen Pflanze entwickeln, „ganz in derselben Reihenfolge von Sprossen, wie ein durch Befruchtung eines Archegoniums entstandenen Embryo," nachdem dicht an der Basis des Adventivsprosses eine Adventivwurzel hervorsprosste. Es war mir nicht möglich, diese Bildung von Adventivsprossen in der Blattachsel zu erzielen. An den Stecklingen trat entweder eine der sogleich zu beschreibenden Regenerationserscheinungen ein, oder aber, wo dies nicht möglich war, weil der Steckling aus dem Stengelabschnitt zwischen zwei Dichotomien gemacht war, ging derselbe ohne den Versuch einer Regeneration zu Grunde. Die einzigen beiden Formen der Regeneration, die zur Beobachtung gelangten, waren die Umwandlung von Wurzelträgern in beblätterte Sprosse und das Durchwachsen der Sporangienähren.

Die erstere ist zuerst beschrieben von Pfeffer,[4]) der sie bei Selaginella inaequalifolia, S. Martensii und S. laevigata beobachtete, und auf dessen Darstellung ich hier verweise. Der Umstand, dass bei S. laevigata die Mehrzahl der metamorphosirten Wurzelträger in solchen Dichotomiewinkeln angetroffen wurde, über denen die Gabeläste abgebrochen waren, brachte schon Pfeffer zu der Vermuthung, dass die Entfernung der letzteren die Metamorphose der Wurzelträgeranlage begünstigen möchte, während andrerseits Fälle, wo die Umbildung ohne Verletzung des Zweigsystems eingetreten war, darauf hinwiesen, dass der Erscheinung auch noch andere Ursachen zu Grunde liegen können. Experimente, bei denen die Gabeläste oberhalb einer Dichotomie an

---

1) Hofmeister, Morphologie pag. 626.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, pag. 172.

3) Hofmeister, Vergleichende Untersuchung der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen etc., Leipzig 1851, pag. 117.

4) Pfeffer, Die Entwickelung des Keims der Gattung Selaginella. Hanstein's botanische Abhandlungen I, 4, Bonn 1871, pag. 67 ff.

jungen Zweigsystemen von S. laevigata entfernt wurden, bestätigten die Vermuthung wenigstens theilweise, indem in zwei Fällen von vier Versuchen die Umwandlung eintrat. Als derselbe Versuch mit älteren Zweigen angestellt wurde, wuchsen an einer von drei so behandelten Dichotomien beide Wurzelträgeranlagen zu kleinen beblätterten Sprossen aus. Pfeffer selbst hält die Zahl seiner Experimente für zu gering, um sichere Schlüsse zu ziehen.

Die Art der Versuchsanstellung, die ich wählte, weicht insofern von der Pfeffer's ab, als ich nicht mit ganzen Pflanzen operirte, sondern mit Bruchstücken derselben, welche entsprechend dem gewünschten Regenerationsmodus zugeschnitten und als Stecklinge behandelt wurden. Sie wurden einfach auf Sphagnum oder Torfstücke gelegt und im Vermehrungshause der weiteren Entwickelung überlassen. Als Resultat der ausserordentlich zahlreichen Versuchsreihen mit im Ganzen 100 und mehr Stecklingen ergab sich, dass bei Stecklingen von alten Gabelungsstellen, bei denen die beiden Gabeläste abgeschnitten waren, ausnahmslos diejenige Wurzelträgeranlage, welche vorher noch nicht ausgewachsen und nur als Höcker zu sehen war, zu einem beblätterten Spross auswuchs. Man hat es also vollkommen in der Hand, die Wurzelträgeranlage zu zwingen, einen Laubspross zu erzeugen. Nie dagegen wurde beobachtet, dass ein Wurzelträger, der schon vorher sich verlängert hatte, sich in einen Spross verwandelte.

Als Beispiel theile ich das Protokoll der vollständigsten Versuchsreihe, die wir auch später noch benutzen werden, mit. Als Versuchsobjecte dienten Selaginella inaequalifolia und S. uncinata var. arborescens. Anfang Februar 1894 wurden folgende Arten von Stecklingen (je 25) gemacht:

1. Stecklinge aus den Stengeltheilen zwischen zwei (älteren sowohl wie jüngeren) Dichotomien, also ohne jeden Vegetationspunkt und ohne Wurzelträgeranlage;

2. Stecklinge von Sporangienständen, auf deren Verhalten wir später zurückkommen;

3. Stecklinge aus alten Gabelungsstellen, deren Gabeläste fortgeschnitten wurden, und bei denen wenigstens eine, oft auch beide Wurzelträgeranlagen noch als solche vorhanden waren.

4. Stecklinge (in geringerer Zahl) aus Gabelungsstellen, an denen beide Wurzelträgeranlagen schon sich verlängert hatten.

Am 25. März waren die Stecklinge sub 1 (ohne Wurzelträgeranlagen und ohne Vegetationspunkt) sämmtlich todt. An den Stecklingen sub 3 hat sich ausnahmslos die zu Beginn des Versuchs noch

nicht ausgewachsene Wurzelträgeranlage zu einem beblätterten Spross entwickelt, der sich zum Theil schon einmal gegabelt hat. Zu Beginn des Versuchs schon ausgebildete Wurzelträger dagegen sind unverändert, auch wenn sie (S. uncinata) durch verkehrtes Auflegen des Stecklings auf das Substrat senkrecht emporgerichtet waren. Theilweise haben solche Wurzelträger in ihrem angeschwollenen Ende Wurzeln gebildet, die sich sofort scharf nach abwärts biegen und dem Substrat zueilen. Zum Theil hat sich die Spitze solcher verkehrt gerichteter Wurzelträger selbst in scharfem Bogen nach abwärts gekrümmt, aber nur die Spitze, welche ja auch allein wachsthumsfähig ist. Während Pfeffer bei S. inaequalifolia nur die unterseitige Wurzelträgeranlage metamorphosirt fand, verhielten sich bei meinen Versuchen beide gleich, ebenso bei S. uncinata. Nicht selten wurde bei S. inaequalifolia auch die gleichzeitige Umwandlung beider Wurzelträgeranlagen in beblätterte Sprosse beobachtet.

Bei diesen Versuchen ist die Länge des Sprossstückes für den Erfolg ziemlich gleichgiltig. Es gelang auch bei Stecklingen, bei denen die Dichotomiestelle mit den beiden Wurzelträgeranlagen möglichst isolirt, die übrigen Sprosstheile möglichst entfernt waren, noch die Metamorphose und damit Regeneration zu erzielen; allerdings gingen von solchen schwachen Stecklingen immer auch eine grosse Anzahl zu Grunde. Goebel[1]) nimmt an, dass bei Pfeffer's Versuchen „das Abbrechen der Sprossanlagen eine erhöhte Zufuhr plastischer Substanzen (wenn man diesen allgemeinen, unsere Unkenntniss derselben bezeichnenden Ausdruck gestatten will) in die Wurzelträgeranlagen bewirkt und dieselben zum Austreiben veranlasst hat", und jedenfalls beweisen die oben mitgetheilten Versuche zusammen mit denen Pfeffer's, dass eine enge Correlation besteht zwischen den Sprossvegetationspunkten und den Wurzelträgeranlagen bei Selaginella. Fraglich und nach meinen Versuchen mit kleinen Stecklingen ziemlich unwahrscheinlich erscheint mir die Auffassung dieser wechselseitigen Beziehungen als einfache Compensation des Wachsthums. In den Wurzelträgeranlagen finden sich nach meiner Auffassung, die sich an die von Sachs anschliesst, sowohl spross- wie wurzelbildende Substanzen und auf das Vorhandensein, die Wachsthumsenergie u. s. w. der Sprossspitzen kommt es an, ob diese oder jene Substanzen beim Auswachsen der Anlage zur Geltung kommen, ob ein orthotroper Wurzelträger mit Wurzelanlagen oder ein plagiotroper Spross entsteht.

---

1) Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte d. Pflanzenorgane pag. 343.

Von besonderem Interesse wäre es natürlich, jetzt auch die Selaginellen auf ihre Regenerationsfähigkeit zu prüfen, welche wie S. denticulata, helvetica u. dgl. überhaupt keine Wurzelträger besitzen, sondern an den Stellen, wo diese sonst entspringen, echte Wurzeln bilden. Mir war das bisher leider nicht möglich.[1]) Die Möglichkeit, die Umbildung der Wurzelträgeranlagen künstlich zu erzwingen, erleichtert natürlich auch die sehr wünschenswerthen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen über die dabei stattfindenden Vorgänge.

Die andere Art der Regeneration, die beobachtet wurde und ebenso wie die Umbildung der Wurzelträger mit Sicherheit experimentell herbeigeführt werden kann, ist das Durchwachsen der Sporangienstände, das zuerst von Goebel bei Selaginella Lyallii genauer beobachtet wurde.[2]) Der Vegetationspunkt der Sporangienähre hatte sein Wachsthum wieder aufgenommen und, sich sofort dichotomirend und Wurzelträger bildend, ein heterophylles plagiotropes Sprosssystem über dem isophyllen und orthotropen Sporangiumstand erzeugt. „Eine Untersuchung der Sporangien im oberen Theil der Aehre ergab, dass dieselben taub waren und diesen Umstand glaube ich eben als Ursache des Auswachsens der Sporangien (verdruckt statt Sporangienstände) betrachten zu dürfen. Der Vegetationspunkt sistirt für gewöhnlich sein Wachsthum, weil Sporangien gebildet werden; fällt dieser letztere Umstand fort, so verhält sich der Vegetationspunkt des Sporangienstandes auch wie ein gewöhnlicher Spross.“ Goebel hält also das Verkümmern der Sporangien für das Primäre. Ein exacter Beweis für diese Art der Correlation ist natürlich unmöglich. Indessen spricht die Analogie dafür, da ja z. B. bei den Phanerogamen die Schwächung der Sexualorgane in der Blüthe ein die Füllung derselben wenigstens begünstigendes Moment bildet und auch zu dem Auftreten von Achselsprossen bei gefüllten Blüthen in ursächlicher Beziehung steht.[3])

Schon vor Goebel hatte Bruchmann, wie ich dem Referat seiner Arbeit im botanischen Jahresbericht entnehme, Mittheilungen über durchwachsene Sporangienstände von Selaginella Lyallii gemacht.[4])

---

1) Ein beiläufiger Versuch mit Selaginella denticulata zeigte, dass auch hier unter gleichen Bedingungen an der Oberseite der Gabelungsstelle, wo sonst die Wurzel entspringt, ein Adventivspross entsteht. (Nachträgliche Anmerkung.)

2) Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botanische Zeitung 1880, pag. 821 f.

3) Goebel, Beiträge zur Kenntniss gefüllter Blüthen. I. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Bot. XVII, 1886, pag. 274 f., 293 f.

4) Bruchmann, Die vegetativen Verhältnisse der Selaginellen. Giebel's Ztschr. f. die ges. Naturwiss. 1877, I, pag. 524 ff.

Er vermochte alte Zweige, darunter auch fertile, dadurch zu neuem Wachsthum zu bringen, dass er dieselben zur Erde bog. Der Scheitel der Sporangienstände unterbrach dann die Bildung von Sporangien und wuchs einfach vegetativ fort.

Nachdem ich durch entsprechende Vorbereitung der Stecklinge die Metamorphose der Wurzelträger mit Sicherheit herbeizuführen gelernt hatte, lag es nahe, das gleiche Princip anzuwenden, um die Vergrünung der Blüthensprosse zu erzwingen. Zunächst überzeugte ich mich durch mikroskopische Untersuchung verschiedener Formen, dass überall der Vegetationsscheitel des Sporangienstandes noch lebendig und also auch wohl entwickelungsfähig ist, obwohl unter normalen Verhältnissen sein Wachsthum abgeschlossen ist. Behandelt man nun Sporangienstände, die man oberhalb der jüngsten Dichotomie abschneidet, in der oben beschriebenen Weise als Stecklinge, so nimmt regelmässig nach einiger Zeit der Scheitel der Aehre sein Wachsthum wieder auf. Es gelang das Experiment mit allen Formen, die überhaupt zur Verwendung kamen, ausser mit Selaginella inaequalifolia noch mit S. uncinata, S. sarmentosa und S. umbrosa. Die Heterophyllie stellt sich an dem neuen Zuwachs oberhalb des isophyllen Sporangienstandes, wenigstens bei der etwas näher untersuchten S. inaequalifolia ganz unvermittelt ein. Im oberen Theile der durchwachsenen Aehre erweisen sich die Sporangien, ganz im Einklang mit Goebel's Beobachtungen, als verkrüppelt und taub. Sporen gelangen in ihnen nicht zur Reife.

Als Beispiel wähle ich wieder die früher schon angezogene Versuchsreihe, die Anfang Februar angesetzt war. Ende März waren fast alle aus Sporangienständen gemachten Stecklinge durchwachsen. Während jedoch an den zugleich gemachten Stecklingen mit Dichotomien die aus der Umbildung von Wurzelträgeranlagen hervorgegangenen Sprosse schon recht stark waren, zum Theil schon die erste Dichotomie und an dieser Stelle auch Wurzelträger mit Wurzeln gebildet hatten, waren oberhalb der Sporangienähren erst wenige Blattpaare von der bekannten ungleichen Grösse gebildet. Ende April, wo aus den umgebildeten Wurzelträgern schon reich verzweigte Sprosssysteme entstanden waren, sind die aus der Durchwachsung der Aehren hervorgegangenen Sprosse allerdings gegen früher sehr verlängert, aber doch im Verhältniss zu diesen noch recht kurz, noch gänzlich unverzweigt, gelbgrün und kümmerlich, weit schmäler als normale gleichalterige Sprosse. Die ersteren massen in der Breite 3,5 mm, die letzteren 6 mm im Durchschnitt mehrerer Messungen. Augenscheinlich

sind die durchwachsenen Sprosse krank. Am 1. Mai fand ich unter der grossen Zahl der durchwachsenen Aehren nur eine, bei der der Spross eben sich gegabelt hatte. Die Basis des Stecklings sammt dem unteren Theil der Aehre war unterdessen abgestorben. Der durchwachsene gelbgrüne Spross mass von der Aehre bis zur Gabelung 32 mm und zählte 20 Blattpaare. Die Gabeläste sind 5 mm lang. Die Wurzelträger sind an der Gabelungsstelle natürlich noch nicht ausgewachsen. Ein anderer durchwachsener Spross, noch ohne Gabelung, ist 38 mm lang und besitzt 26 Blattpaare. Bei normalen Sprossen folgen die Gabelungsstellen viel häufiger auf einander. Ende Mai endlich sind an den meisten Aehrenstecklingen Gabelungen aufgetreten, an dem eben schon erwähnten, der am ersten Mai einmal sich verzweigt hatte, hat jeder Gabelspross eine neue Dichotomie erfahren und an den Gabelungsstellen sind jetzt auch Wurzelträger und Wurzeln gebildet. Damit hat zugleich das krankhafte Aussehen der Sprosse, wenigstens soweit die oberhalb der Wurzeln gelegenen Theile in Betracht kommen, sich zum Bessern verändert. Sie sind lebhaft grün und der jüngste Zuwachs weist jetzt auch die am normalen Sprosse gewohnte Breite auf. Mit der Zeit gehen auch aus diesen Stecklingen ganz normale Sprosssysteme hervor.

Es ist also keine Frage, dass das dürftige und elende Aussehen dieser Sprosse, ihre langsame erste Entwickelung und die abnormen Erscheinungen, welche sie zunächst zeigen, wesenlich darauf zurückgeführt werden müssen, dass ihnen Wurzeln mangeln. Solche entstehen ja nur in den Gabelungswinkeln, und an den benutzten Stecklingen fehlen diese. Sobald Bewurzelung eingetreten und damit der Mangel an Aschenbestandtheilen und Stickstoff beseitigt ist, verschwindet auch das krankhafte Aussehen der Stecklinge vollständig.

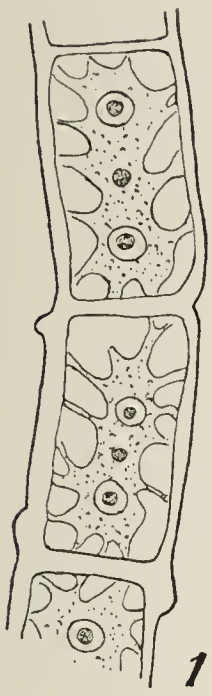
Schon oben war gesagt, dass die Sporangien im oberen Theil der durchwachsenen Aehren taub blieben. In dem hier vorliegenden Falle, glaube ich nun, kann kein Zweifel bestehen, dass das Durchwachsen der Aehren das Primäre ist, und dass erst der Stoffverbrauch in dem wachsenden Scheitel das Verkümmern der noch nicht reifen Sporangien und Sporangienanlagen im oberen Theil der Aehre zur Folge hat. Damit ist das Bestehen eines Correlationsverhältnisses, wie es Goebel für die von ihm untersuchten Fälle annimmt, natürlich nicht geleugnet. Ich speciell bin wenigstens von der Existenz desselben überzeugt.

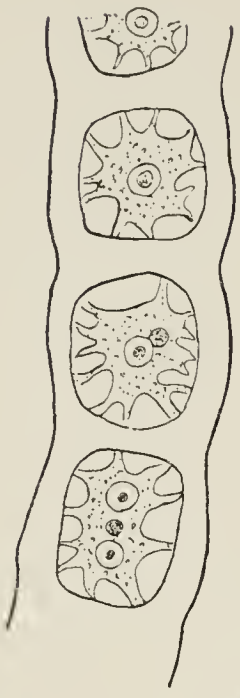
Kurz sei noch das Verhalten grösserer Stecklinge von fructificirender Selaginella inaequalifolia geschildert, bei denen die letzten

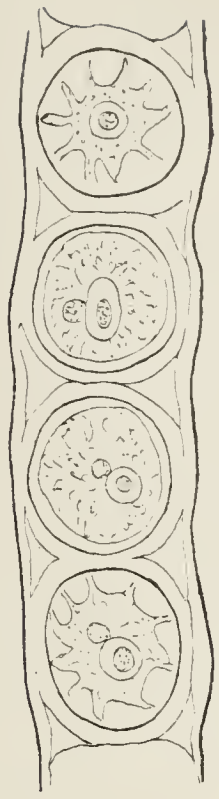
4—5 Verzweigungen vollständig zur Regeneration ausgelegt wurden. Auch hier erhält man neben der Umwandlung von Wurzelträgeranlagen reichlich Durchwachsungen von Aehren, welche bei dem Reichthum an Wurzeln selbstverständig von vornherein üppig wachsen und keinen krankhaften Eindruck machen. Viele Aehren ebensowohl wie viele Wurzelträgeranlagen bleiben aber natürlich bei dieser Art der Versuchsanstellung unverändert.

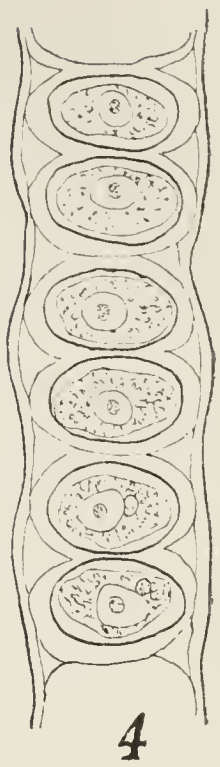
Es braucht wohl nicht hervorgehoben zu werden, dass die unbekannten innern Vorgänge, welche zur Metamorphose der Wurzelträgeranlagen und zum Durchwachsen der Aehren führten und welche bei unsern Versuchsreihen durch Verstümmelung ausgelöst wurden, in der Natur gewiss auch auf anderem Wege zu Stande kommen. Bruchmann's Experimente weisen schon auf einen solchen hin.

Die Durchwachsung der Aehren von Equisetum arvense und E. palustre in gleicher Weise herbeizuführen, gelang nicht, wohl weil die Objecte schon zu weit entwickelt waren. Ich benutze indess die Gelegenheit, um auf eine Beobachtung aufmerksam zu machen, die ich jetzt schon seit sieben Jahren immer wieder zu machen Gelegenheit habe. Sie betrifft das Durchwachsen der Rosenblüthen, das ich alljährlich als durchaus nicht seltenes Vorkommen in einer grösseren Centifolienanlage auftreten sehe. Durchwachsungen von Rosenblüthen sind nun allerdings an sich nichts seltenes, und ich würde kein Gewicht darauflegen, wenn nicht die Zeit des Auftretens dieser Durchwachsungen eine auffallende Gesetzmässigkeit erkennen liesse. Die Durchwachsungen treten nämlich regelmässig auf gegen das Ende der Blütheperiode, derart, dass die letzten Blüthen des einige Ar grossen Feldes fast ausnahmslos durchwachsen sind. Im Anfang und in der Mitte der Blütheperiode findet man sie nicht, was um so leichter zu controlliren ist, als die Rosen um diese Zeit täglich geerntet werden. Ebenso beobachtete ich in früheren Jahren an Treibrosen (Maréchal Niel) solche Durchwachsungen regelmässig am Schluss des Treibens, und ich kann mir diese Beobachtungen nur zurechtlegen auf Grund der Sachs'schen Theorie von Stoff und Form der Pflanzenorgane. Die Rosen treten nach der Blüthezeit ja bekanntlich in eine Periode reger vegetativer Wachsthumsthätigkeit, und wir haben es bei diesen durchwachsenen Blüthen meiner Ansicht nach gleichsam mit „Verirrungen“ der sprossbildenden Substanzen zu thun.

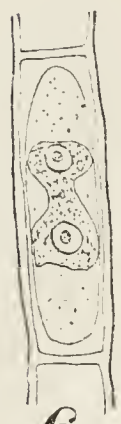

1

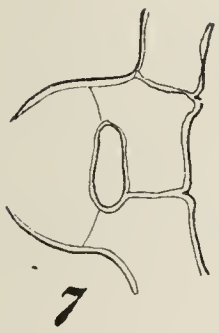

2

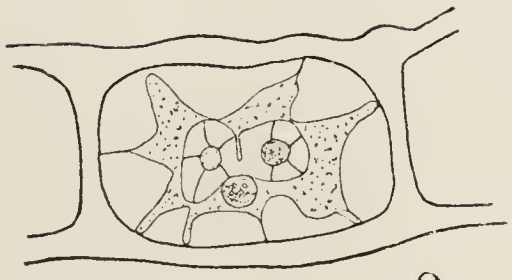

3

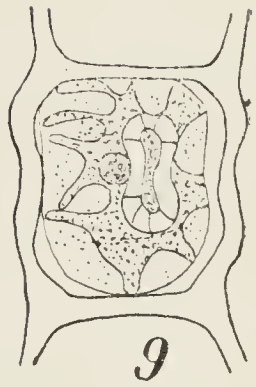

4

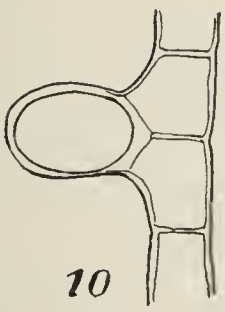
5

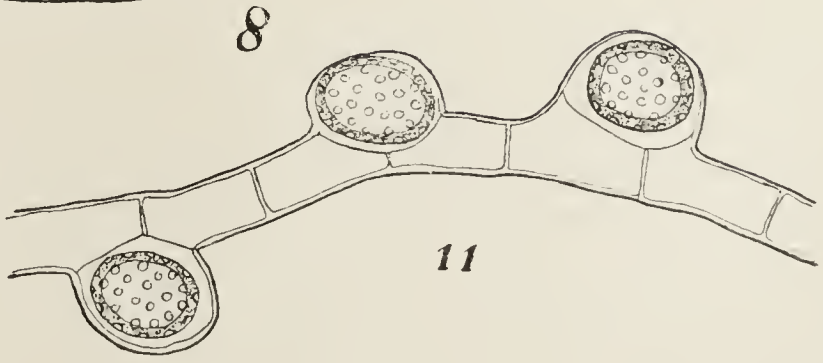

6

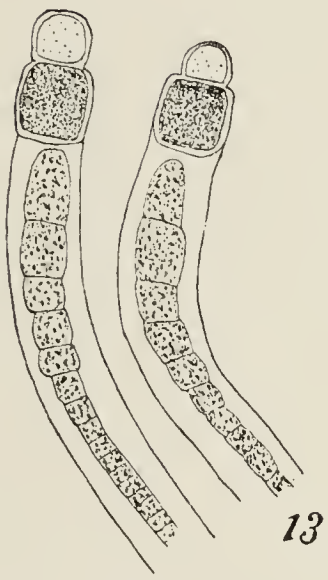

7


8

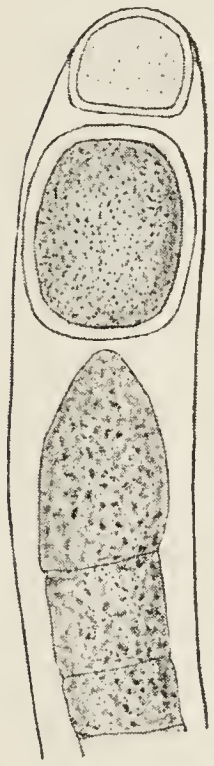

9


10


11


12

13


14

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY

Zur Entwickelung einer Zygnema und Calothrix.

Von
W. Schmidle, Mannheim.

(Hierzu Tafel V.)

I. Ueber einen Hemmungszustand einer Zygnema.

Unter dem Lauterbach'schen Algenmateriale aus Australien (Sumpfgraben zwischen den Felsen der Quarantänestation bei Sidney) befand sich eine sterile Zygnema in verschiedenen Alkoholpräparaten, welche den von Kützing wohl zuerst beobachteten und als Zygnema torulosum beschriebenen und abgebildeten Zustand[1]) zeigte. Er scheint nicht häufig seither beobachtet worden zu sein. Ausser den ausführlicheren Angaben De Bary's[2]) fand ich ihn nur kurz von Kirchner[3]) und Hansgirg[4]) erwähnt.

Die Alge hat in diesem Zustande ein völlig verändertes Aussehen, so dass man anfangs zweifelt, ob eine Zygnema vorliegt. Doch findet man bei näherer Untersuchung stets Fäden, die neben normalen Zellen die veränderten torulösen tragen. Der Uebergang ist nie ein plötzlicher (Tab. V Fig. 1—4). Zuerst verkürzen sich die Zellen, bis sie isodiametrisch werden mit dem normalen Chromatophor. Dann runden sie sich ab und verändern ihren Inhalt. Sie enthalten nur noch ein einziges, centralständiges, zunächst noch sternförmiges Chromatophor mit einem centralen Pyrenoide. An diesem liegt direct der kleine Zellkern seitlich an. Trotzdem können sie sich anfänglich noch weiter theilen. Die Theilung beginnt damit, dass der ziemlich grosse Kern des Pyrenoids, welcher von einer meist starken Amylumhülle umgeben ist, sich mit der letzteren in der Richtung der Fadenaxe in die Länge streckt und hierauf sich in der Mitte allmählich einschnürt (Tab. V Fig. 9). Er erhält so eine bisquitförmige Gestalt. Von den beiden dickeren Enden aus sieht man nach starker Hämatoxylinfärbung mehrere dünne, rothe Fäden ausgehen und die Stärkehülle durchbrechen.[5]) An der Abschnürungsstelle fehlen sie (Tab. V Fig. 8 und 9).

---

1) Kützing, Tabulae phycologicae V, Tab. 14 I, vergl. auch bei Z. ericetorum, Tab. 10, Fig. II, d, e, c.

2) De Bary, Conjugaten, pag. 79 und 80.

3) Kirchner, Algenflora von Schlesien, pag. 127.

4) Hansgirg, Prodromus I, pag. 156.

5) Vergl. auch Schmidle, Hedwigia 1897, pag. 4, Tab. I Fig. 7.

Eine besondere Struktur war weder an dem Pyrenoydkerne noch an dem Stärkemantel sichtbar. Doch färbt man den letzteren mit Jod, so erscheint er aus keilförmigen, radialgestellten Stücken zusammengesetzt, welche durch feine, weisse Linien getrennt sind.[1]) Es ist wahrscheinlich, dass diese Linien die roth gefärbten Fäden der Hämatoxylinpräparate darstellen. Und wir gelangen so zur Vorstellung, dass tütenförmige, feine Lamellen vom Pyrenoidkerne ausstrahlen, deren Höhlung vollständig von der ausgeschiedenen Stärke erfüllt ist.

Nach der Abschnürung des Pyrenoidkernes rücken die Theile innerhalb des Mantels etwas aus einander. Dadurch reisst der Mantel meist in der Mitte einer Seite auf (Tab. I Fig. 8). Der Riss vergrössert sich rasch. Nicht selten zeigt der Mantel eine gewisse Plastizität und nimmt mit seinem Kerne eine bisquitförmige Gestalt an. Eine allmähliche Durchschnürung konnte ich nie bemerken. Dagegen sah ich häufig seitlich einen Riss auftreten, welcher die Theilung vollendet. Der Riss beginnt, wie es scheint, stets an derjenigen Längsseite des Mantels, an welcher der Zellkern n i c h t liegt.[2])

Nun beginnt die Zelle von der Zellwand her sich einzuschnüren. Zu normalen Zellen mit zwei Chromatophoren und Pyrenoiden kommt es deshalb nicht. Die entstehenden Zellen werden vielmehr stetig kürzer und zugleich runden sie sich immer weiter ab, werden kugelig und zuletzt zusammengedrückt elliptisch. Dabei verdickt sich die Membran bedeutend. Sie besteht bei diesen Zellen aus zwei deutlich gesonderten Theilen (Tab. I Fig. 3 und 4). Der eine umgibt die kugelige oder breitelliptische Zelle gleichsam als specielle Zellhaut, der andere bildet die ehemalige Contour des Fadens und hat einen schwach welligen Rand. Gewöhnlich liegen in einer Wellung zwei der kurzen Zellen. Beide Theile machen trotz ihrer Dicke nicht den Eindruck grosser Festigkeit; sie sind sehr hyalin und stark vergallert. Die sternförmige Gestalt des Chromatophor ist ferner meist an solchen Zellen sehr undeutlich geworden, so dass eine solche Zelle mit einer normalen Zygnema fast nichts mehr gemeinsam hat.

Theilungszustände konnten an solchen Zellen nie mehr constatirt werden.

---

1) Vergl. auch De Bary l. c.

2) Mit der Pyrenoidtheilung beginnt auch diejenige des Zellkerns. Im einzelnen war dieselbe nicht zu verfolgen, da das Material und die Lage des kleinen Kernes nicht günstig zur Beobachtung sind. Im bisquitförmigen Stadium des Pyrenoids war stets der Zellkern noch ungetheilt, doch zeigte er einmal deutliche Chromosomenstruktur.

Nach De Bary[1]) „entsprechen diese Zustände vollständig den ruhenden Zuständen von Zygnema“, wie dieselben an einer andern Stelle der genannten Arbeit von ihm beschrieben wurden.[2]) Auch ich glaubte dieses anfänglich annehmen zu müssen. Doch kam ich davon ab, da ich sah, dass in solchen Zellen niemals Stärke oder andere Reservestoffe in höherem Grade aufgespeichert waren als in den normalen. Die Anhäufung solcher Stoffe scheint mir für Ruhe- resp. Dauerzustände charakteristisch. Auch spricht der hyaline, gelatinöse, weiche Bau der gequollenen Zellmembran gegen diese Annahme. Ich halte unsere Zellen vielmehr für Hemmungszustände, für unvollständig ausgebildete Zellen, welche infolge ungünstiger Verhältnisse so weit wie möglich reducirt sind. Dabei ist nicht ausgeschlossen, dass sie in dieser Gestalt den ungünstigen Einwirkungen besseren Widerstand zu leisten vermögen als in der normalen Form. Nach De Bary l. c. treten solche Zustände besonders an austrocknenden Standorten auf. Es ist in diesem Falle zweifellos, dass die Zellen durch Abrundung, d. h. durch Verkleinerung ihrer Oberfläche, und durch die Ausbildung dicker Gallertmembranen vor Verdunstung besser geschützt sind. Nach Hansgirg[3]) und Kützing[4]) soll Zygogonium auch in einzellige Palmogloeazustände übergehen können. Es ist wohl möglich, dass unsere Zellen die ersten Stadien einer solchen Bildung darstellen. Durch eine weitergehende Verschleimung der äusseren Membran würden unmittelbar solche Zustände resultiren, da dann der Faden in seine Palmogloea-ähnlichen Zellen zerfallen müsste.

Zu welcher Art unsere Pflanze gehört, ist schwer zu sagen. Die Breite der Fäden betrug 14—20 μ. Nach der sternförmigen Bildung des Chromatophors wäre auf eine echte Zygnema (im Gegensatz zu Zygogonium) zu schliessen. Doch ausserdem, dass bei einer solchen noch nie solche Zustände gesehen wurden, kommt im Lauterbach'schen Materiale von demselben Standorte ein echtes, fertiles Zygogonium vor, Zygnema Heydrichi n. sp., zu welchem unsere Alge wohl gehören könnte (Tab. I Fig. 5—7, 10, 11). Die Zellen desselben sind 20 μ breit, 25—66 μ lang mit oft ebenfalls lamellöser Zellhaut. Das Chromatophor kam nur selten zur Beobachtung; es war nicht sternförmig (Tab. I Fig. 6), doch waren die Pflanzen des betreffenden Präparates entschieden schlecht conservirt. Die Conjugation ist stets seitlich, die Zygosporen befinden sich in einem meist von

1) De Bary, l. c. pag. 79.
2) De Bary, l. c. pag. 9.
3) Hansgirg, l. c.
4) Kützing, l. c. Bd. I, pag. 20, Tab. 25, IV.

zwei benachbarten Zellenden ausgehenden Schlauche direct über der Scheidewand der Zellen (Tab. I Fig. 11). Seltener geht er von der Mitte oder dem entgegengesetzten Ende einer der beiden Zellen aus. Im ersten Falle ist von ihm nur die äussere convexe Wand gebildet, die innere concave fehlt, im anderen sind jedoch beide vorhanden, und es befindet sich zwischen seiner concaven Wand und dem Zellfaden ein grösserer oder kleinerer Zwischenraum (Tab. I Fig. 5—7). Der Schlauch ist beiderseits durch eine feine Scheidewand vom Zelllumen der copulirenden Zellen getrennt, wie dieses auch bei Zyg. ericetorum bekannt ist (Tab. I Fig. 5 und 7). Freilich ist er meist nur schwer an leeren Schläuchen und nur bei Cellulosereaction deutlich zu erkennen. Die Sporen sind elliptisch, 32 μ lang, 24—28 μ breit, seltener rundlich oder herzförmig. Im reifen Zustande besitzen sie eine gelbliche, grubig getüpfelte Mittelhaut (Fig. 11). Sie werden dadurch frei, dass der Copulationsschlauch an dem Scheitel der äusseren Wölbung platzt.

Höchst wahrscheinlich gehört zu unserer Alge die von Moebius aus Queensland bestimmte Zygn. rhynchonema Hansg.[1]) Moebius sah nur Exemplare mit unreifen Sporen, so dass der Unterschied zwischen den beiden Algen nicht zu erkennen war. Sonst ist sie durch die gelben, grubig getüpfelten Zygosporen leicht zu trennen. Seine Abbildung stimmt mit unreifen Zuständen unserer Alge vollständig.

Ich rechne unsere Alge (und analog auch die Hansgirg'sche Zygnema rhynchonema) zu Zygogonium, 1. weil die Spore nie in einer copulirenden Zelle liegt, 2. weil häufig ein abgetrennter Copulationsschlauch deutlich ausgebildet ist und 3. weil derselbe wie bei Zygog. ericetorum durch eine Scheidewand jederseits von den Fadenzellen getrennt ist. Von den Arten dieser Gattung ist Z. Heydrichi leicht durch die seitliche Copulation zu trennen. Zunächst steht vielleicht Z. ericetorum, welches ausserdem noch eine glatte Zygotenmembran hat, und Zyg. pectinatum, bei welchem eine trennende Scheidewand fehlt.

II. Calothrix sandvicense (Nordst.) nob. mit Dauersporen.

Diese Alge wurde zuerst von Nordstedt in dem von Berggren auf Hawai 1875 gesammelten Materiale an Pithophora affinis Nordst.

---

1) Vergl. Bailey, Contributions to the Queensland Flora in Botany Bulletin Nr. XI, pag. 33, tab. IX Fig. 11, und Moebius, Berichte der Senkenberg. Ge-Gesellschaft 1896.

aufgefunden und als Lophopodium sandvicense Nordst. beschrieben.[1]) Ausser ihr war nach den Angaben Nordstedt's l. c. noch Lyngbya martensiana β distincta Nordst. an derselben Alge angewachsen und in der Aufsammlung selbst befand sich ferner Conferva sandvicense Nordst. und ein unbestimmbarer Nostoc, wie ich an einem von Nordstedt mir in liebenswürdiger Weise geschenkten mikroskopischen Präparate ersah. Es ist nun ein merkwürdiger Zufall, welcher von einer selten grossen Constanz im Zusammenleben verschiedener Algenformen zeugt, dass in dem Material, welches Dr. Lauterbach 14 Jahre später auf Hawai wieder sammelte, die genannten fünf Species wieder beisammen vorkommen, obgleich die Standorte beider Aufsammlungen, wie es scheint, verschieden sind. Berggren sammelte bei Hilo, August 1875, Lauterbach bei Punalu, Juli 1889.

Von diesen Algen erregte in erster Linie Cal. sandvicense mein Interesse, weil es sich herausstellte, dass in dem Nordstedt'schen Präparate und zwar speciell an einer Stelle einige Exemplare von ihr Dauersporen hatten. Meist waren sie nicht völlig entwickelt, doch wurden ca. sieben Specimina gesehen, deren Sporen doppelt contourirte glatte Membranen besassen und welche in jeder Hinsicht den Eindruck vollständiger Reife machten (Tab. I Fig. 12, 13, 14). Solche Sporen sind bis jetzt erst zweimal an Calothrixarten gesehen worden, zuerst von Borzi[2]) an C. crustacea und neuerdings von Gomont[3]) an C. stagnalis, einer Art, welche der unsrigen sehr nahe steht. Wie bei diesen Arten, waren auch hier die Sporen stets unmittelbar hinter der basalen Grenzzelle, nur einmal war eine sehr kurze, offenbar abortirte Zelle dazwischen eingeschaltet. Nie waren, wie Borzi es beschreibt, eine Reihe solcher Sporen hintereinander, sie waren stets einzeln wie bei C. stagnalis Gom., und nur an einem Exemplare glaubte ich deren zwei neben einander sehen zu können. Doch waren beide Sporen noch sehr unvollständig entwickelt, so dass ein Irrthum nicht ausgeschlossen ist. Ueberhaupt zeigte dieses Exemplar an seiner Basis noch andere Unregelmässigkeiten. Vor der viereckigen, grossen basalen Grenzzelle befanden sich z. B. noch drei andere Zellen von langer, unregelmässiger Gestalt, die einen kurzen, etwas gekrümmten, nach vorne zu sich verschmälernden, bescheideten Faden bildeten. Die Sporengestalt

---

1) Nordstedt, De Algis et Characeis ex insulis Sandvicensibus a Sv. Berggren reportatis; Lundae 1878.

2) Borzi, Note alla morfologia e biologia delle Alghe ficocromace. Nuovo-giorn. bot. ital. vol. XIV.

3) Gomont, Note sur un Calothrix sporifère: Journal de Botanique, 1895.

war stets rechteckig mit abgerundeten Ecken und etwas convexen Seiten. Durchweg waren sie so lang oder kaum länger als breit. Die Breite betrug 8 μ, die Länge 8—10 μ. Der Inhalt war, wie es auch Gomont angibt, reicher als derjenige der vegetativen Zellen und sehr feinkörnig. Gewöhnlich waren sie wie bei C. stagnalis an Fäden, die keine Hormogonienbildung zeigten, doch habe ich auch einigemal an solchen mit Hormogonien Sporen wahrgenommen. Dass deshalb, wie Gomont meint, die Dauersporenbildung die Hormogonienbildung ausschliesst, ist für unsere Alge nicht giltig. Einmal sah ich auch eine Spore frei in einem Polsterchen unserer Alge ausserhalb des Fadenverbandes, sie hatte sich etwas abgerundet und an dem einen Ende etwas verschmälert.

Wie man sieht, gleichen unsere Sporen vorzüglich denjenigen Gomont's, doch sind sie merklich verschieden. Jene sind 3—4mal länger als breit, diese stets fast isodiametrisch. Bei jenen ist immer noch eine Grenzzelle hinter der Spore, hier fehlt diese. Nach alldem muss man schliessen, dass die Kenntniss der Dauersporen wie bei Gloeotrichia auch bei Calothrix ein sehr gutes diagnostisches Hilfsmittel abgeben wird.

Unsere Alge wurde schon von Flahault zur Gattung Calothrix gezogen [1]) und als wahrscheinlich zu C. fusca Bornet et Flahault gehörig bezeichnet. Mir scheinen jedoch folgende Gründe eine Trennung vielleicht zu rechtfertigen.

1. Die basiläre Grenzzelle ist bei C. fusca kleiner als die folgenden Fadenzellen, hier ist sie mindestens ebenso gross oder grösser.

2. Die Scheide ist bei C. fusca am Grunde zwiebelartig aufgeschwollen, hier ist dieses nie der Fall.

3. Die Zellbreite (ohne Scheide) ist bei C. fusca 7—8 μ und diejenige der Scheiden 10—12 μ, die der zwiebelartigen Verdickung 15 μ. Hier beträgt die erstere bloss 3,5—5,5 μ (vergl. auch Nordstedt l. c.), die Scheidenbreite nach Nordstedt's und meinen Messungen bloss 5—8 μ. Nordstedt gibt zwar für diese auch eine Breite bis von 15 μ an. Ich konnte nie eine solche finden, weder im Lauterbach'schen Material oder im Präparate Nordstedt's. Und da selbst sporentragende Exemplare, welche also sicher ausgewachsen sind, stets nur eine Scheidenbreite von 8—9 μ besassen, so sind Breiten von 15 μ sicher als Abnormitäten zu betrachten.

---

1) Vergl. Nordstedt, Freshw. Algae fr. Neu-Zealand and Austral., Stockholm 1888 pag. 80.

4. Die Lebensweise und der Habitus beider Algen ist verschieden. C. fusca lebt im Schleime anderer Algen meist vereinzelt. C. sandvicensis ist auf der schleimlosen Membran von Pithophora affine Nordst. aufgewachsen, ist selten vereinzelt und bildet im Lauterbach'schen Materiale häufig strahlenförmig angeordnete Räschen wie C. stellatum Bor. et Fl.

Eine Beobachtung Nordstedt's gelang mir nie, weder an seinem noch an meinem Materiale, zu wiederholen. Nordstedt nennt die Scheiden kurz oberhalb der Grenzzelle „laciniato-fibrillosae". Nach meinen Wahrnehmungen waren sie, soweit ich sie verfolgen konnte, homogen und auch nicht verschleimt.

Figurenerklärung.

Hemmungszustände reiner Zygnema.

Fig. 1. Normale Zellen eines Zygnemafadens.
Fig. 2. Beginn des Hemmungszustandes, die unterste Zelle ist noch normal (aus demselben Faden).
Fig. 3. Weitere Entwickelung desselben.
Fig. 4. Vollendung.
Fig. 8 und 9. Einzelne Zellen eines Fadens mit Theilungszuständen des Pyrenoides und der Zelle, stark vergrössert.

Zygnema (Zygogonium) Heydrichi n. sp.

Fig. 5 und 7. Ausgebildeter leerer Copulationsschlauch mit den Scheidewänden.
Fig. 6. Vegetative Zelle.
Fig. 10. Eigenthümliche Stellung einer Zygospore.
Fig. 11. Reife Zygosporen in normaler Stellung.

Calothrix sandvicense nob.

Fig. 12 und 13. Exemplare mit Dauersporen.
Fig. 14. Ebenso, stark vergrössert.

Fig. 1, 2, 3, 4, 8 und 14 sind gezeichnet mit Homog. Immersion Zeiss $^1/_{12}$, Occular 5;

Fig. 12 und 13 mit Homog. Immersion $^1/_{12}$, Occular 2.

Fig. 5, 6, 7, 10 und 11 mit Zeiss DD, Occular 2.

Ueber die ungeschlechtliche Vermehrung von Campylopus flexuosus (L.) Brid.

Notiz von
J. Familler.

(Mit 2 Textfiguren.)

Von diesem Laubmoose ist bekannt, dass sich häufig kleinblättrige, schlanke Sprosse bilden, die bei der geringsten Berührung abfallen und so zur vegetativen Vermehrung des vielfach sterilen Mooses beitragen. Es liegt nun die Annahme nahe, dass der abgefallene Spross sich mit den schon auf der Stammpflanze gebildeten Rhizoiden festhafte und direct zur neuen Moospflanze werde. Ein im Herbste 1896 angestellter diesbezüglicher Culturversuch

Campylopus flexuosus Brid. Abgefallener Spross mit Protonemabildung. Vergr. 52.

Campylopus flexuosus Brid. Secundär entstandenes Moospflänzchen. Vergr. 52.

zeigte jedoch das Gegentheil. Schon ein leises Abstreifen der Sprosse mit dem Finger zerlegt diese meist in mehrere kleine Stücke, die ihrerseits nun sehr bald ein reichliches Protonema entwickeln. Aber auch wenn ein solcher Spross ganz erhalten bleibt, wächst er nicht unmittelbar als neue Moospflanze weiter, sondern bildet aus den basalen Theilen der Blätter von unten bis oben ein sehr reichliches Protonema und erst aus diesem Protonema entstehen secundär die neuen Moospflänzchen. In den Hauptachsen des Protonemas bilden sich drei

bis mehrere kugel- oder tonnenförmige Zellen mit gebräunten Membranen und reichlichem Reservestoffinhalte. Aus einer dieser Zellen nun entspringt ein seitlicher, ergrünender Protonemafaden und dann auf der entgegengesetzten Seite die Anlage zum neuen Pflänzchen, das ziemlich rasch unter Bildung zahlreicher Rhizoiden heranwächst. Nur in ganz wenigen Fällen entwickelte sich ohne Bildung von Reservestoffzellen eine seitliche Auszweigung der Endzelle eines Protonemafadens zur neuen Pflanze.

Die einzelnen Blätter des abgefallenen Sprosses bleiben dabei immer noch grün und fungiren als Assimilationsorgane weiter; aber auch in jenen Fällen, da die Sprossspitze unversehrt erhalten blieb, wuchs sie während der achtmonatlichen Cultur nicht weiter, so dass nach dieser Zeit die secundär entstandenen Pflänzchen bereits grösser waren als diese Sprossstücke.

Nebenher sei noch die Beobachtung angefügt, dass von den zwei auf Torf, der fast nur aus Sphagnen bestand, gleich angelegten Culturen nur die eine mit Nährlösung behandelte sich kräftig entwickelte, während die mit reinem Wasser getränkte Cultur von Anfang an schwächlich blieb und nach etwa $1^1/_2$ Monaten ganz eingegangen war. Nach den Standorten von Campylopus flexuosus (miger Torf etc.) könnte man übrigens vermuthen, dass dies Moos theilweise saprophytisch sich ernährt.

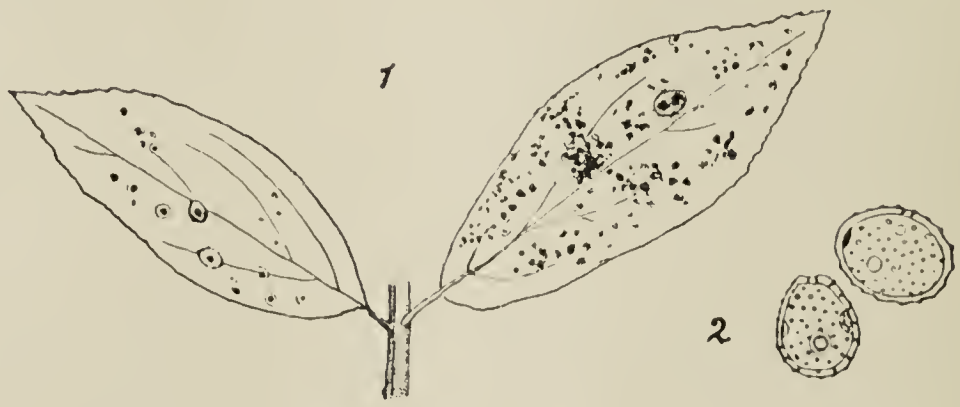
Uredo Goebeliana P. Magn. n. sp.

auf Parietaria sp. bei Macuto in Venezuela, September 1890
lg. K. Goebel.

Von
P. Magnus.

(Mit 2 Textfiguren).

Die Uredohäufchen treten auf der Unter- und Oberseite der Blätter einzeln oder in unregelmässigen Gruppen auf (s. Fig. 1). Sie haben eine hell-zimmtbraune Farbe, haben meist noch nicht 1 m Durchmesser und sind von den dicht anliegenden und aufgerichteten Rändern der durch sie gesprengten Epidermis umgeben. Sie bestehen nur aus den Sterigmen, von denen jedes eine abschnürt. Die Uredosporen sind oval, 19,3—23,2 μ (durchschnittlich 21 μ) lang, 15,5—19,3 μ (durchschnittlich 12,8 μ) breit. Wie bei den meisten Uredosporen, ist ihr Epispor mit zahlreichen, regelmässig über die Oberfläche vertheilten, einzeln stehenden Wärzchen versehen; sie tragen, im Aequator oder der oberen Hälfte etwas genähert, drei oder vier Keimporen (s. Fig. 2). Eine bei verschiedenen Uredosporen derselben Art



schwankende Zahl der Keimporen ist mir zwar auch schon bei anderen Arten öfter aufgestossen (z. B. schwankt sie bei der Uredo von Uromyces Acetosae Schroet. zwischen zwei und drei [vgl. meine Mitth. in den Bericht. d. Deutsch. Botan. Gesellschaft 1896, S. 132]), ist aber doch immerhin selten und darum bemerkenswerth.

Auf Parietaria ist bisher keine Uredinee bekannt geworden, was mir Herr Dr. Paul Dietel auf meine Anfrage freundlichst bestätigt hat. Auf Urticaceen sind überhaupt nur wenige Uredineen bisher beobachtet worden. Aus Südamerika sind Uredo Fici Cast. var.

guarapiensis Speg., Uredo Celtidis Pazschke, Uredo ficicola Speg., Uredo Maclurae Speg. und aus Süd-Karolina Uredo Citri Cooke beschrieben. In Simla hat Barclay den Uredo Pileae Barcl., Uredo Mori Barcl. und Puccinia Urticae Barcl. entdeckt.

Lagerheim beschrieb aus Angola die Puccinia (?) Dorsteniae und bei uns ist Aecidium Urticae Schum. hinlänglich bekannt, von dem ich nachgewiesen habe, dass es zu Puccinia Caricis gehört. Uredo Fici Cast. auf Ficus Carica tritt in den Mittelmeerländern auf und ist auch nach Nord- und Südamerika wohl mit Ficus Carica eingewandert.

Uredo Goebeliana P. Magn. gehört nach dem Bau der Uredosporen höchst wahrscheinlich zu einem Uromyces oder einer Puccinia.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Blattwirtel von Parietaria sp. aus Macuto mit den Haufen von Uredo Goebeliana P. Magn. Nat. Gr.

Fig. 2. Uredosporen mit drei und vier Keimporen. Vergr. 420.

Die beigegebenen Figuren hat Herr Dr. Paul Roeseler bei mir nach der Natur gezeichnet.

Kleine Mittheilungen.

Nomenclaturregeln für die Beamten des Königlichen Botanischen Gartens und Museums zu Berlin.

A. Einleitung.

Die Bearbeitung der „Natürlichen Pflanzenfamilien“ fiel in jene Zeit der lebhaften Bewegung auf dem Gebiete der Nomenclaturreform, welche mit der Revisio generum von O. Kuntze ihren Anfang nahm. Die Folgen derselben mussten sich auch in diesem Werke bemerkbar machen. Da die Zahl der an vielen Orten Deutschlands und des Auslandes wohnhaften Mitarbeiter eine sehr grosse war, so konnte eine Verschiedenheit in der Auffassung über die Principien der nomenclatorischen Behandlung nicht ausbleiben; ebenso waren bei der lebhaften Reaction, die sich gegen die extremen Reformer bald erhob, Schwankungen in der Anwendung der Principien unvermeidlich. Eine einheitliche Anwendung derselben in einem Werke von allgemeiner Verbreitung, wie die „Natürlichen Pflanzenfamilien“ es sind, durchzuführen, wird aber der Wunsch, ja die Forderung eines jeden Fachgenossen sein müssen, welcher das Werk gebrauchen will. Desshalb ist dasselbe nochmals in allen Gattungsnamen geprüft und auf Grund einfacher Nomenclaturregeln in möglichst einheitliche Verfassung gebracht worden.

Diese Vornahme ist zum allergrössten Theile in dem Königlichen botanischen Museum zu Berlin geschehen; für diejenigen Autoren, welche auswärts wohnen, sind wenigstens die Vorschläge für eine wiederholte Prüfung der Namen von hier aus gemacht worden.

Die Regeln, welche für die Beamten dieses Instituts maassgebend waren, sollen nun im Folgenden zusammengestellt werden.

Die Botaniker, welche in dem Königlichen botanischen Museum und botanischen Garten von Berlin beschäftigt sind, können sich der Meinung nicht verschliessen, dass der Weg der extremen Reformer in der Nomenclaturfrage nicht weiter gangbar ist. Nach den Resultaten, welche die consequente Fortentwickelung der in Deutschland begonnenen Reform in den Vereinigten Staaten gezeitigt hat, sind wir dahin gelangt, dass die Namen, welche von gewissen amerikanischen Botanikern gebraucht werden, von uns nicht mehr verstanden werden und was schlimmer ist, dass mitunter kein Schlüssel vorhanden ist, um diese Räthselaufgaben zu lösen. Dieses Resultat zeigt, zu welchem Wirrwarr wir gelangen.

Für uns ist der Name der Pflanzen nur ein Mittel zum Zweck, nicht ein Selbstzweck, dessen Betrieb zum Sport geworden ist. Wir wollen uns mit Hilfe desselben gegenseitig verständigen, und wollen nicht erst besondere Mühe darauf verwenden und die Zeit vergeuden, um die unbekannten Bezeichnungen in die bekannte Sprache zu übersetzen. Desshalb muss unser Ziel sein, möglichst conservativ zu bleiben und bei einer Reform von dem früheren Bestande zu retten, was nur irgend möglich ist. Bei Anwendung der unten gegebenen Regeln hoffen wir dieses Ziel zu erreichen.

Die Erhaltung der früheren Nomenclatur hat in der Botanik eine ganz andere Bedeutung wie in jeder anderen Disciplin der Naturwissenschaften. Keine derselben greift nämlich so tief in das gewerbliche und bürgerliche Leben ein, wie die Botanik. Während bei jeder Veränderung in den Namen der Objecte, welche die Zoologie, Mineralogie, Chemie behandeln, nur Fachgelehrte betroffen werden, die in der Lage sind, sich jederzeit die Hilfsquellen für die Entzifferung der ihnen fremden Dinge zu beschaffen, und Liebhaber, die ebenso eifrig nach Erkenntniss streben wie jene, greift die wissenschaftliche Nomenclatur der Botanik tief in die Kreise der Gärtnerei, Forstwissenschaft, Landwirthschaft und Arzneikunde ein, und jede Störung wird dort um so empfindlicher gefühlt, als der neue Name ihnen nicht bloss fremd bleiben muss, sondern auch jede Neuerung verdriessliche Täuschungen, ja Verluste bereiten kann.

Aus dem Zusammenwirken dieser praktischen Berufszweige mit der wissenschaftlichen Botanik sind der letzteren ausserordentliche Vortheile erwachsen: ich erinnere daran, welche Erweiterung der Erkenntnisse über die Orchidaceae, Cactaceae, Palmae, Araceae u. s. w. die Botanik den gärtnerischen Sammlern zu verdanken hat. Heisst es denn aber nicht eine vollkommene Kluft zwischen beiden eröffnen, wenn eine fortdauernde Beunruhigung durch reformatorische Bestrebungen in der Nomenclatur erzeugt wird, ja wenn eine vollkommene Revolution in der Benennung droht? Eine solche Gefahr muss zurückgewiesen werden, selbst auf das Risico hin, dass wir von den extremen Reformern der Inconsequenz geziehen werden! Wir wollen diesen Vorwurf gern auf unsere Schultern laden, wenn wir wissen, dass wir durch die minder genaue Einhaltung eines abstracten Princips vortheilhaft wirken.

Das Princip, welches im Extrem all die unheilvollen Folgen nach sich gezogen hat, ist das der strengsten Priorität. Wir wollen dasselbe zwar (s. Leitsatz 1) anerkennen, wollen uns aber doch eine gewisse Freiheit bei der Anerkennung bewahren (s. Leitsatz 2). Als obersten Richter in allen nomenclatorischen Ange-

legenheiten gilt uns nur der auf unserem Standpunkte stehende Monograph, der ja doch allein im Stande ist, dieselben materiell zu beurtheilen; namentlich vermag er allein zu übersehen, welche weiteren Veränderungen in der Nomenclatur durch irgend eine nomenclatorische Vornahme erzeugt werden, und er allein ist durch die Kenntniss der Details in der Lage, Ueberführungen der Arten in andere Gattungen und ähnliches zu vollziehen. Desswegen brachten wir alle in der neueren Zeit vorgenommenen schematischen Umschreibungen mit der Setzung des Umschreibers als Autoren für uns als unverbindlich, sofern nicht sichtbar wird, dass die Umschreibungen unter voller Kenntniss der Pflanzengruppe geschehen ist. Es kann natürlich gar nicht gebilligt werden, dass ein Name der Priorität wegen vorgezogen wird aus dem alleinigen Grunde, weil er bisher in der Synonymik jener Art geführt wurde.[1]) Ehe diese Umänderung des Namens bewerkstelligt wird, muss unbedingt widerspruchsfrei nachgewiesen werden, dass die Richtigkeit der Annahme völlig einwurfsfrei ist, und ferner, dass der ältere Name wirklich den Typus der Art trifft und nicht etwa einen Bastard oder dergl.

Die Beamten des botanischen Museums zu Berlin haben sich die Regeln selbst nur gesetzt, um einem dringenden Bedürfnisse zu genügen. Sie sind sich völlig bewusst, dass eine einheitliche Nomenclatur zu gewinnen eine Unmöglichkeit ist, und erkennen auch keinen Schaden darin, dass manche Abweichungen bestehen und bleiben werden. Aus diesem Grunde sind sie auch weit davon entfernt, diese Regeln als Gesetze ansehen zu wollen, welche durch irgend eine Autorität den übrigen Botanikern auferlegt werden sollen und verzichten deshalb auch darauf gern, sich dieselben durch einen sogenannten allgemeinen botanischen Congress sanctioniren zu lassen.

Dagegen können sie nicht umhin, diese Regeln allen Fachgenossen angelegenlichst zu empfehlen, um auf diesem Wege eine für die deutschen und die ihnen in dieser Richtung befreundeten Botaniker anderer Nationalitäten allgemein verständliche, namentlich auch bei den Praktikern gangbare Bezeichnung der Pflanzen anzubahnen. Dies um so mehr, als durch sie eine so erhebliche Annäherung an den Kew Index herbeigeführt wird, dass der Unterschied zwischen den bei uns und den in England gebrauchten Namen nur noch sehr unbedeutend ist und zu keinen umfangreichen Irrthümern Veranlassung geben kann.

B. Regeln.

1. Der Grundsatz der Priorität bei der Wahl der Namen für die Gattungen und Arten der Pflanzen wird im Allgemeinen festgehalten; als Ausgangspunkt für die Festsetzung der Priorität wird 1753/54 angesehen.

2. Ein Gattungsname wird aber fallen gelassen, wenn derselbe während 50 Jahre von dem Datum seiner Aufstellung an gerechnet, nicht im allgemeinen Gebrauch gewesen ist. Wurde derselbe jedoch als eine Folge der Beachtung der „Lois de la nomenclature vom Jahre 1868“ in der Bearbeitung von Monographieen oder in den grösseren Florenwerken wieder hervorgeholt, so soll er bei uns in Geltung bleiben.

---

1) Salix Elaeagnos Vill. u. S. spadicea Scop. wurden von Dippel der Priorität wegen vor S. incana Schrk. u. S. nigricans Sm. gestellt; Betula quebeckensis Burgsd wird als älteres Synonym bei B. humilis citirt.

3. Um eine einheitliche Form für die Bezeichnungen der Gruppen des Pflanzenreiches zu gewinnen, wollen wir folgende Endungen in Anwendung bringen. Die Reihen sollen auf -ales, die Familien auf -aceae, die Unterfamilien auf -oideae, die Tribus auf -eae, die Subtribus auf -inae auslaufen; die Endungen werden an den Stamm der Merkgattungen angehangen, also Pandan(us) -ales; Rumex, Rumic(is) -oideae; Asclepias, Asclepiad(is) -eae, Metastelma, Metastelmat(is) -inae, Madi(a) -inae.[1])

4. Bezüglich des Geschlechtes der Gattungsnamen richten wir uns bei klassischen Bezeichnungen nach dem richtigen grammatikalischen Gebrauche, bei späteren Namen und Barbarismen gilt der Gebrauch der „Natürlichen Pflanzenfamilien"; Veränderungen in den Endungen und sonst in dem Worte sollen in der Regel nicht vorgenommen werden. Notorische Fehler in den von Eigennamen hergenommenen Bezeichnungen müssen aber entfernt werden, z. B. ist zu schreiben Rülingia für das von den Engländern gebrauchte und bei uns importirte Rulingia.

5. Gattungsnamen, welche in die Synonymik verwiesen worden sind, werden besser nicht wieder in verändertem Sinne zur Bezeichnung einer neuen Gattung oder auch einer Sektion etc. Verwendung finden.

6. Bei der Wahl der Speciesnamen entscheidet die Priorität, falls nicht durch den Monographen erhebliche Einwendungen gegen die Berücksichtigung der letzteren erhoben werden können. Wird eine Art in eine andere Gattung versetzt, so muss dieselbe auch dort mit dem ältesten specifischen Namen belegt bleiben.

7. Der Autor, welcher die Species zuerst, wenn auch in einer anderen Gattung benannt hat, soll stets kenntlich bleiben und wird demgemäss in einer Klammer vor das Zeichen des Autors gesetzt, welcher die Ueberführung in die neue Gattung bewerkstelligte, also Pulsatilla pratensis (L.) Mill., wegen Anemone pratensis L. Hat ein Autor seine Art später selbst in eine andere Gattung gestellt, so lassen wir die Klammer weg.[2])

8. Was die Schreibweise der Speciesnamen betrifft, so ist in dem botanischen Garten und Museum die von Linné befolgte eingeführt. Es soll an derselben auch ferner festgehalten werden, und wir schreiben also sämmtliche Artnamen klein mit Ausnahme der von Personen herrührenden und derjenigen, welche Substantiva (häufig noch jetzt oder wenigstens früher geltende Gattungsnamen) sind[1]), z. B. Ficus indica, Circaea lutetiana, Brassica Napus, Solanum Dulcamara, Lythrum Hyssopifolia, Isachne Büttneri, Sabicea Henningsiana.

9. Werden Eigenamen zur Bildung von Gattungs- und Artnamen gebraucht, so hängen wir bei vocalischem Ausgang oder bei einer Endung auf r nur a (für die Gattung) oder i (für die Art) an, also Glaziova (nach Glaziou), Burcaua (nach Bureau), Schützea (nach Schütze), Kernera (nach Kerner) und Glazioui, Bureaui, Schützei, Kerneri; endet der Name auf a, so verwandeln wir diesen Vocal des Wohlklangs halber in ac, also aus Colla wird

---

1) Einige Ausnahmen wie Coniferae, Cruciferae, Umbelliferae Palmae u. s. w. bleiben zu Recht bestehen.

2) An diese Regel halten sich die Autoren für nicht gebunden, welche an der Fortführung von Werken arbeiten, in denen die Klammeranwendung nicht gebräuchlich war.

Collaea; in allen anderen Fällen wird ia, bezw. ii an den Namen gehängt, also Schützia (nach Schütz), Schützii etc. Dies gilt auch von den auf us ausgehenden Namen, also Magnusia, Magnusii (nicht etwa Magni), Hieronymusia, Hieronymusii (nicht Hieronymi); in entsprechender Weise werden die adjectivischen Formen der Eigennamen gebildet, z. B. Schützeana, Schützziana, Magnusiana. Einen Unterschied in der Verwendung der Genitiv- und adjectivischen Form zu machen, ist in der gegenwärtigen Zeit nicht mehr thunlich.

10. Bei der Bildung zusammengesetzter lateinischer oder griechischer Substantiva oder Adjectiva ist der zwischen den Stämmen befindliche Vocal Bindevocal, im Lateinischen i, im Griechischen o; man schreibe also menthifolia, nicht menthaefolia (hier tritt nicht etwa der Genitiv des vorderen Stammwortes in die Zusammensetzung ein).

11. Wir empfehlen Vermeidung solcher Namencombinationen, welche Tautologieen darstellen, also z. B. Linaria Linaria oder Elvasia elvasioides; ebenso ist es gestattet von der Priorität abzuweichen, wenn es sich um Namen handelt, die durch offenbare grobe geographische Irrthümer von Seiten des Autors entstanden sind, wie z. B. Asclepias syriaca L. (die aus den Vereinigten Staaten stammt), Leptopetalum mexicanum Hook. et Arn. (von den Liu-Kiu-Inseln).

12. Bastarde werden dadurch bezeichnet, dass die Namen der Eltern unmittelbar durch × verbunden werden, wobei die alphabetische Ordnung der Speciesnamen eingehalten werden soll, z. B. Cirsium palustre × rivulare; in der Stellung der Namen soll kein Unterschied angegeben werden, welche Art Vater, welche Mutter sei. Die binäre Nomenclatur für Bastarde halten wir nicht für angemessen.

13. Manuscriptnamen haben unter allen Umständen kein Recht auf Berücksichtigung von Seiten anderer Autoren, auch dann nicht, wenn sie auf gedruckten Zetteln in Exsiccatenwerken erscheinen. Das gleiche gilt für Gärtnernamen oder die Bezeichnungen in Handelscatalogen. Die Anerkennung der Art setzt für uns eine gedruckte Diagnose voraus, die allerdings auch auf einem Exsiccatenzettel stehen kann.

14. Ein Autor hat nicht das Recht, einen einmal gegebenen Gattungs- und Artnamen beliebig zu ändern, falls nicht sehr gewichtige Gründe, wie etwa in Regel 11, dazu Veranlassung geben.

A. Engler. I. Urban. A. Garcke. K. Schumann.
G. Hieronymus. P. Hennings. M. Gürke. U. Dammer. G. Lindau.
E. Gilg. H. Harms. P. Graebner. G. Volkens. L. Diels.

(Auf Wunsch aus dem Notizblatt des Kgl. bot. Gartens und Museums zu Berlin abgedruckt).

Litteratur.

Dr. W. Migula, System der Bakterien. Handbuch der Morphologie, Entwickelungsgeschichte und Systematik der Bakterien. Erster Band. Allgemeiner Theil. Jena 1897. Verlag von Gustav Fischer.

Die Bakteriensystematik scheint allmählich einen neuen Aufschwung nehmen zu wollen. Nachdem die Bakteriologen medicinisch-physiologischer Richtung mit ihren Eintheilungsversuchen nach physiologischen Merkmalen so ziemlich auf dem todten Punkt angelangt sind, können wir die Arbeiten von Alfred Fischer und von Migula schon deswegen als einen Fortschritt zur Erlangung eines natürlichen Systems ansehen, weil dieselben nachdrücklich betonen, dass auf dem von den Medicinern eingeschlagenen Wege wohl eine Eintheilung, nicht aber ein System der Bakterien erzielt werden kann, und weil sie den Versuch machen, die Principien, welche bei dem Ausbau des Systems der höheren Pflanzen Bedeutung und Geltung erlangt haben, auch auf die Spaltpilze anzuwenden. In dem vorliegenden Werke unterzieht sich nun Migula der grossen, aber gewiss dankenswerthen Mühe, sein Bakteriensystem, das in seinen Grundzügen ja aus früheren Arbeiten des Verfassers bekannt ist, ins Einzelne ausgeführt den Fachgenossen vorzutragen. Der bis jetzt vorliegende erste Band umfasst nur den allgemeinen Theil, der gewissermaassen die Begründung der gewählten Eintheilung bringen soll. Er bietet aber bedeutend mehr als das. Morphologie und Entwickelungsgeschichte sind in sehr eingehender Weise behandelt, historische Ueberblicke führen in jedem Abschnitt den Leser in den gegenwärtigen Stand der einzelnen Fragen ein, die dann unter eingehender Benutzung der sorgfältig und — soweit sich dies nach kurzer Benutzung des Buches beurtheilen lässt — ziemlich vollständig citirten Litteratur discutirt werden. Auf diese Weise gewinnt das Werk auch abgesehen davon, dass es die wissenschaftliche Anschauung des Verfassers und die Resultate seiner eigenen Untersuchungen zum präcisen Ausdruck bringt, noch einen besonderen Werth als Nachschlagebuch, das schon in seinem jetzigen Umfange eine vorzügliche Hilfe bei wissenschaftlichen Arbeiten auf dem Gebiete der Bakteriologie sein kann. Man vergleiche um ein Beispiel zu haben nur den Abschnitt über die Methoden der Geisselfärbung oder denjenigen über die Anaërobencultur, in denen nicht nur alles Wissenswerthe aus der bisherigen Litteratur übersichtlich zusammengestellt ist, sondern auch die einzelnen Verfahren kritisch besprochen und durch die eigenen Erfahrungen des Verfassers illustrirt und erweitert werden. Auf die Eigenheiten in der Auffassung des Verfassers hier näher einzugehen, seine Ansicht über die Natur der Zellhülle und der Geisseln, seine Ansicht über die Arthrosporenbildung und anderes mehr zu discutiren, würde uns an dieser Stelle zu weit führen. Ebensowenig halte ich es für angebracht, in dieser kurzen Besprechung auf kleine Ungenauigkeiten und Unrichtigkeiten hinzuweisen, die meistens, wie z. B. die falsche Nummerirung der Tafeln IV und V, wohl nur für Laien Grund zum Missverständniss geben könnten.

Das Buch wird, besonders wenn auch der specielle Theil eine dem ersten Band entsprechende Bearbeitung findet, sicher eine Erweiterung unserer Kenntniss vom Wesen der Bakterien bedeuten, was von manchem bakteriologischen Werk der letzten Jahre nicht gesagt werden kann. Giesenhagen.

Eingegangene Litteratur.

Atnoshi Yaserda, On the Accommodation of some infusoria to the solutions of certain substances in various concentrations. (Preliminary Note.) Repr. from the botanical magazine, Tokio, Vol. XI, Nr. 121, 1897.

Borgesen F., Beretning om et Par Excursioner i Sydspanien. M. 2 Taf. Særtryk of botanisk Tidsskrift 21. Bind 2 Hæfte. Kjobenhavn 1897.

Borzi A., Contribuzioni alla Biologia vegetale. Vol. II, fasc. I. M. 7 Taf. K. istituto botanico di Palermo — Alberto Beber 1897.

Contributions from the U. S. national Herbarium. Vol. V, Nr. 2. Notes on the plants used by the Klamath-Indians by Fred. V. Coville, Washington 1897.

Czapek Fr, Ueber die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper. S.-A. aus den Sitzungsberichten d. kaiserl. Akademie d. Wissenschaften in Wien. Metham.-naturw. Classe. Band CVI, Abth. I, 1897.

Dennert E., Hilfsbuch für botanische Exkursionen, ein Verzeichniss der wichtigsten deutschen Pflanzen. Godesberg, Verlag von G. Schlosser, 1897.

Götz H., Zur Systematik der Gattung Vauch. DC. speciell der Arten der Umgebung Basels. S.-A. aus Flora od. Allg. Bot. Zeit., 83. Bd.

Gürke M., plantae europaeae, openis a Dr. K. Richter incepti Tomus II. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann, 1897. Preis 5 Mk.

Gran H. H., Kristianiafjordens algeflora i Phaeophyceae. M. 2 Taf. — Videnskabsselskabets Skrifter I. Mathem.-naturvid. Klasse, 1896, Nr. 2. Kristiania — Broggers bogtrykkeri, 1897.

— — Botanik-Protophyta: Diatomaceae, Cilicoflagellata, og Cilioflagellata. Mit 4 Taf. — Den Norske Nordhavs-Expedition, 1876—1878. Christiania, Grön-dahl & Söns, 1897.

Haberlandt G., Zur Kenntniss der Hydathoden. S.-A. a. d. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XXX, Heft 4, 1897.

Hallier H., Betrachtungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Ampelideen und anderer Pflanzenfamilien. Natuurkundig Tjidschrift voor Ned.-Indië. DC. LVI. Aft. 3. Batavia 1896.

Harms H., Die Nomenclaturbewegung der letzten Jahre. Im Auftrag der Nomenclaturcommission besprochen. S.-A. aus Englers Bot. Jahrbücher, XXIII. Bd., Heft 4, Beiblatt 56. 1897.

Holzner und Lermer, Beiträge zur Kenntniss des Hopfens. Entwickelung und Anatomie der vegetativen Blätter der Hopfenpflanze. Zeitschrift für das gesammte Brauwesen. XX. 1897. M. 4 Taf.

Ishikawa C., Studies of reproductive elements. III. Die Entwickelung der Pollenkörner von Allium fistulosum L., ein Beitrag zur Chromosomenreduktion im Pflanzenreich. M. 1 Taf. Abdr. a. d. Journal of the College of science, Imperial University, Tokyo, Japan. Vol. X, Th. II. 1897.

Huber J., Observaçoes histologicas e biologicas sobre o fructo da Wulffia Stenoglossa D. C. (Jambú) Bolletim do Museu Paraense de historia natural e ethnographie. Pará-Brazil 1897.

Kamerling Z., Zur Biologie und Morphologie der Marchantiaceen. S.-A. aus Flora, 84. Bd. 1897.

Kerner A, Pflanzenleben. II. Aufl., 1. Bd. Leipzig, Verlag des bibliogr. Instituts. 1897.

Küster E., Ueber die anatomischen Charaktere der Chrysobalaneen, insbesondere ihre Kieselablagerungen. S.-A. aus „Bot. Centralblatt", Bd. LXIX. 1897.

Migula, System der Bakterien. Handbuch der Morphologie, Entwickelungsgeschichte und Systematik der Bakterien. Erster Band, Allgemeiner Theil. M. 6 Taf. Jena, Verlag von Gustav Fischer. 1897.

Minnesota botanical studies, Bulletin Nr. 9, parts X u. XI. M. 42 Taf. Minneapolis 1897. Enthält: Fink, Contributions to a knowledge of the lichens of Minnesota II; Pound and Clements, A re-arrangement of the North American Hyphomycetes; Holzinger, on some mosses of high altitudes; Day, the forces determining the position of dorsiventral leaves; Holzinger, on the genus Coscinodon in Minnesota; Heller, observations on the ferns and flowering plants of the Hawaian Islands; Schneider, The phenomena of symbiosis; Macmillan, observations on the distribut of plants along shore et Lake of the Woods; Frankforter, The alkaloids of Veratrum.

Montemartini, ricerche interno all' accrescimento delle piante. Atti dell' Ist. Bot. dell' Università di Pavia. Nuove Serie Vol. V.

Noll F., Pfropf- und Verwachsungsversuche mit Siphoneen. S.-A. aus den Sitz.-Ber. der Niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde zu Bonn, 14. Juni 1897.

Reinke J., Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen, IV—VII. S.-A. aus Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XXX, Heft 4.

Rothert, W. Einige Bemerkungen zu Arthur Meyer's Untersuchungen über die Stärkekörner. S.-A. aus den Berichten der Deutsch. Botanischen Gesellschaft. 1897, Bd. XV, Heft 4.

Schmitz Fr. und Hauptfleisch P., Rhodophyceae. M. 239 Fig. S.-A. aus Engler-Prantl, nat. Pflanzenfamilien, 1897.

Schneider Br., Die Algen der Versuchsteiche des Schles. Fischereivereins zu Trachenberg. A. a. d. Forschungsber. der Plöner biolog. Station, Heft 5, 1897. M. 3 Taf.

Steiner J., Flechten aus Britisch-Ostafrika. Sitz.-Ber. der kaiserl. Akad. der Wissensch. in Wien, Math.-naturw. Classe, Bd. CVI.

Van Tieghem Ph., Sur les phanérogames sans graines, fourmant le groupe des inséminées. Extrait des comptes rendus des séances de l'Académie des sciences, t. CXXIV. 1897.

Volkens, Klima und Vegetation des Kilimandscharo. S.-A. aus Volkens, der Kilimandscharo. Verlag von Dietrich Remier, Berlin 1897.

Warming Eug., Botaniske Exkursioner. 3. Skarridso. M. 12 Fig. Særtryk af Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. Kjobenhavn 1897. Særtryk af Exkursionen til Skagen i Juli 1896. M. 4 Taf. Særtryk af Botanisk Tidsskrift. 21. Bd., 1. Heft, 1897.

— — Halofyt-Studier. Mémoires de l'Acad. royale des sciences des lettres de Danemark 6me sér. section des sciences, t. VIII, No. 4. Kjobenhavn 1897.

Weisse A., Ueber Lenticellen und verwandte Durchlüftungseinrichtungen bei Monocotylen. S.-A. a. d. Ber. der Deutsch. Bot. Gesellsch., Jahrg. 1897, Bd. XV, Heft 5. M. 1 Taf.

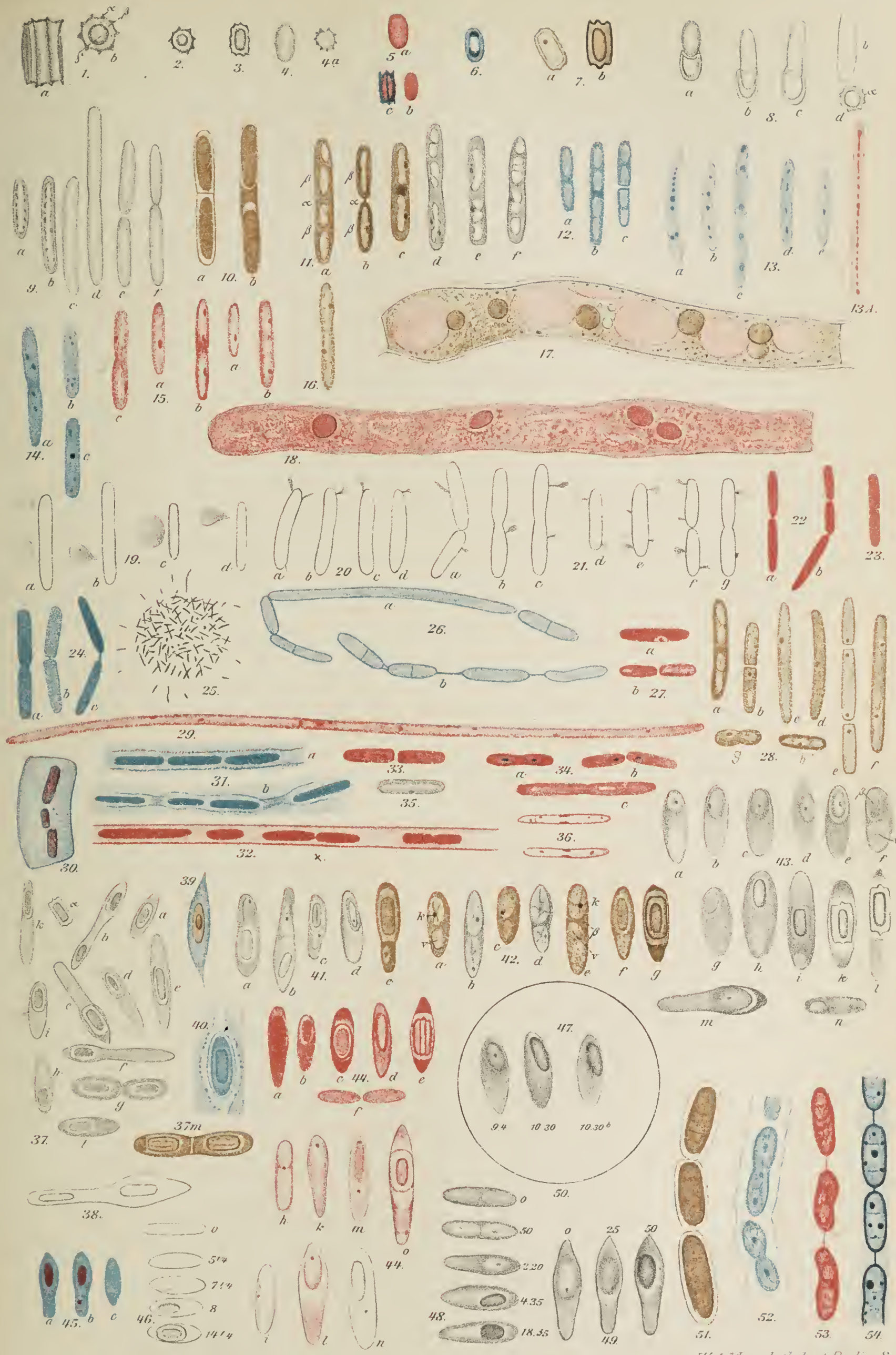
— — Die Zahl der Randblüthen an Compositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung. S.-A. a. d. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XXX, Heft 4.

Wiesner J., Untersuchungen über die mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanze. Annales du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. XIV.

de Wildeman E., Prodrome de la flore algologique des Indes néerlandaises. Publié par le jardin botanique de Buiterzorg. Batavia 1897.

Wittrock, Veit Brecher, Viola-Studier I [De Viola tricolore (L), aliisque speciebus sectionis Melanii observationes morphologicae, biologicae, systematicae]. Acta Hosti Bergiani, Bd. 2, Heft 1. M. 14 Taf. Stockholm 1897.

Wollny E., Untersuchungen über den Einfluss der Wachsthumfaktoren auf das Produktionsvermögen der Kulturpflanzen. S.-A. aus den Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik, XX. Band, Heft I. Verlag von C. Winter, Heidelberg.



W.A Meyn, Lith Inst. Berlin S.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Studien über die Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Bacterien, ausgeführt an Astasia asterospora A. M. und Bacillus tumescens Zopf.

Von
Professor **Arthur Meyer** in Marburg.

Hierzu Tafel VI.

I. Astasia asterospora A. M.

Die Unklarheit, welche trotz der wieder in den letzten Jahren von zoologischer und botanischer Seite unternommenen wichtigen Untersuchungen bezüglich der Morphologie der Bacterienzelle noch herrschte, und die biologische Wichtigkeit der Frage, ob Zellen existenzfähig sind, denen der Zellkern oder das Cytoplasma fehlt, veranlasste mich zum sorgfältigen Studium von zwei typischen Bacterien, vorzüglich von Astasia. Die Untersuchung hat mir wegen der Kleinheit der Objecte viele Schwierigkeiten gemacht und relativ viel Zeit gekostet, obgleich ich mit der Beobachtung sehr kleiner Objecte wohl vertraut bin, und ich habe erst bei dieser Aufgabe die unübertroffene Leistungsfähigkeit des Zeiss'schen homogenen Apochromate und Compensationsoculare recht würdigen gelernt, durch deren Hilfe ich allein im Stande war, zu einer mich befriedigenden Sicherheit in der Zellkernfrage zu gelangen. Vergleicht man die Bacterienzellkerne in Fig. 28 mit dem bei gleicher Vergrösserung dargestellten Umrisse des Zellkernes von Ornithogalum, so wird man zu einer richtigen Beurtheilung der Kleinheit der Objecte geführt, von denen in dieser Arbeit die Rede ist. Ich konnte bei Astasia manche morphologische Feinheiten nur bei dem günstigsten Tageslichte erkennen, musste oft die Untersuchungen wegen zu schlechten Lichtes aussetzen und oft durch Nachprüfung Zweifel an der Richtigkeit des unter besonders günstigen Umständen Beobachteten, bei schlechter Beleuchtung nicht Erkennbaren, zerstreuen. Jetzt glaube ich, dass ich das Gesehene richtig gedeutet habe, und bin der Ueberzeugung, dass fernere Untersuchungen anderer Bacterienspecies meine Angaben bestätigen werden. Wenn ich auch nicht annehme, dass die von mir untersuchten Objecte die günstigsten sind, habe ich doch, um die Nachuntersuchung derselben zu erleichtern, die beiden Species an die Firmen Grübler & Co. in Leipzig (Inh.: Dr. K. Hollborn), und an Král's Bacteriologisches Laboratorium, Prag I, kleiner Ring 11, abgegeben, von wo aus die-

selben bezogen werden können. Sollte das bezogene Material meinen Angaben einmal nicht entsprechen, so bin ich zur Prüfung desselben gern bereit.

Ich beginne meine Mittheilung mit der Schilderung von Astasia asterospora und werde daran eine Reihe von allgemeinen Bemerkungen über die Bacterien und die Besprechung von Bacterium tumescens anschliessen.

1. Cultur der Astasia asterospora.

Die Astasia wurde auf einer Möhre gefunden, welche gereinigt, abgekocht und unter eine Glasglocke gelegt worden war. Sie wurde mittelst der Plattenmethode rein gezüchtet und wieder auf sterile Möhrenscheiben übergeimpft. Als Ausgangspunkt dienten für alle Culturen etwa 20 Tage alte Sporen, welche vor der Aussaat drei Minuten auf 90° erhitzt worden waren, um vegetative Formen abzutödten. Diese Sporen ertragen ein einstündiges Erhitzen mit der Nährlösung, ohne abzusterben, doch keimen sie nach so langer Erhitzung anscheinend langsamer.

Cultur auf Möhrenscheiben und anderen festen Nährböden. Impft man mit dem reinen Sporenmateriale sterile, abgekochte Mohrrübenscheiben, so entwickelt sich, bei Zimmertemperatur, an der Impfstelle ein graues, glasiges Gallerthäufchen, welches sich ausbreitet, so dass nach 5 Tagen die Scheibe von einem dünnen Gallertbelage bedeckt ist, in dem weiter Gasblasen auftreten, wodurch die Culturen ein mehr weissliches Aussehen annehmen. Der Spaltpilz löst die Mittellamellen der Zellen, so dass die Möhrenscheibe nach und nach erweicht. Bemerkenswerth ist es, dass die Cultur stets einen angenehmen Geruch behält. In der Cultur findet man schon nach fünf Tagen Sporen, neben diesen stets Ruhestäbchen und Schwärmstäbchen.

Mit dextrosehaltigem Nähragar angelegte Stichculturen zeigten schon nach drei Tagen im Stichkanale eine gleichmässige Entwickelung des Spaltpilzes, die aber nachher nur weiter oberflächlich stattfand. Auf der Oberfläche des Agars entstand ein mit flachen, concentrischen Ringwällen besetzter kleiner, gelblicher Hügel. Die Stichcultur in dextrosehaltiger Nährgelatine zeigte schon nach zwei Tagen drei Viertel des Stichkanales in Verflüssigung begriffen, dabei war letzterer unregelmässig trichterförmig, und es bildeten sich in ihm Gasblasen.

Cultur in Nährlösungen. Von Nährlösungen wurden vorzüglich zwei Arten verwandt. Die erste, welche ich als Normallösung bezeichnen will, bestand aus 1 g Fleischextract, 1 g Pepton, 1 g Rohrzucker, 100 g Wasser. Die zweite, welche als Asparagin-

lösung kurz bezeichnet sein mag, wurde folgendermaassen bereitet: Magnesiumsulfat, Kochsalz, Kaliumphosphat, von jedem 1 g auf 100 ccm gelöst, erhitzt, neutralisirt mit Natriumcarbonat, aufgekocht, filtrirt, auf 100 ccm ergänzt. 5 ccm dieser Lösung, 1 g Asparagin, 2 g Rohrzucker, 92 ccm Wasser setzten die eigentliche Nährlösung zusammen. Die dritte Lösung bestand aus 1 g Fleischextract, 1 g Pepton und 98 g Wasser und soll als Fleischextract-Peptonlösung bezeichnet werden. Alle Culturen in diesen flüssigen Nährlösungen wurden, wenn nichts anderes bemerkt ist, bei 28—30° C. gehalten.

Werden 5 ccm Normallösung mit etwas Sporenmaterial geimpft, so findet man schon nach 6 Stunden keimende Sporen, nach 14—18 Stunden zahlreiche Schwärmstäbchen und nur solche in der Lösung. Eine Cultur, welche man Abends 6 Uhr ansetzt, ist also am anderen Morgen um 10 Uhr schwach durch Schwärmer getrübt und zur Beobachtung von letzteren geeignet. In einer Cultur, welche 23—24 Stunden alt ist, sieht man in der stark trüben Nährlösung neben vielen Schwärmern jetzt kleine Häufchen von ruhenden Stäbchen, die jedoch noch nirgends zur Sporenbildung schreiten; zugleich bemerkt man schwache Gasentwickelung. Weiter nimmt die Gasentwickelung zu, die Stäbchenhaufen vergrössern sich zu schleimigen Flocken, welche sich, durch Gasblasen getragen, auf der Oberfläche der Cultur ansammeln. Meist ist weiter schon nach 50 Stunden die Gasentwickelung beendet, die Schleimflocken haben sich zu Boden gesenkt, und überall finden sich, neben Schwärmern und ruhenden Stäbchen, Stäbchen, die Sporen in sich zu entwickeln beginnen. Nach 60 Stunden sind schon freie, reife Sporen zu finden, die dann hauptsächlich am Boden liegen, und nach ungefähr vier Tagen ist die Nährlösung erschöpft.

Also sind in Normallösung (bei 28°) auf dem Höhepunkte ihrer Entwickelung zu finden:

nach	14—18	Stunden	Schwärmer,
„	24	„	Ruhezustände,
„	48	„	Sporenbildung,
„	64	„	isolirte Sporen.

In 5 ccm Asparaginlösung geht die Entwickelung anfangs meist langsamer und im Allgemeinen unregelmässiger vor sich, dann aber tritt schnell starke Schleimbildung nebst allen oben beschriebenen Erscheinungen ein, so dass nach 50 Stunden schon junge Sporen, nach 65 Stunden schon freie Sporen zu finden sind. Auffallend ist es, dass die ganze Flüssigkeit zuletzt homogen schleimig und trübe erscheinen kann.

In der Fleischextract-Peptonlösung sind die Schwärmer erst nach 16—20 Stunden zahlreicher zu finden; es dauert aber dann die lebhafte Bildung neuer Schwärmer bis ungefähr zu 40 Stunden an. Im Allgemeinen ist die Entwickelung des Spaltpilzes in dieser Lösung des weiteren schwächer und langsamer. Auffallende Schleimbildung tritt ebenso wenig ein wie Gasentwickelung. Nach 60 Stunden sind die Stäbchen teilweise in Sporenbildung. Nach vier Tagen ist die Nährlösung noch nicht erschöpft. Aehnlich verhalten sich die Culturen in 1proc. Fleischextractlösung.

Einige weitere physiologische Kennzeichen der Species. Die Gasentwickelung. Im Gährkölbchen entwickelt der Spaltpilz in Normallösung schon am ersten Tage Gas, und zwar scheint es, als begänne die Gasentwickelung nicht während der Zeit, in welcher nur Schwärmer in der Flüssigkeit vorhanden sind. In 10 ccm Normallösung wird, nachdem die Colonienbildung begonnen hat, täglich ungefähr 1 ccm Gas entwickelt; am fünften Tage erlischt die Gasbildung. Die Untersuchung des Gasgemenges zeigte, dass es 25—60 % Kohlensäure enthält, und dass der Rest ein brennbares Gas, hauptsächlich also Wasserstoff ist. Auf N wurde nicht geprüft.

Astasia scheidet kein Ferment aus, welches Rohrzucker invertirt, denn sowohl alte wie junge Culturen in Normallösung gaben mit Fehling's Lösung keine Reduction. Dennoch wächst der Spaltpilz besser in rohrzuckerhaltiger Nährlösung als in dem Peptonfleischextract; er verhält sich also wie B. vernicosum von Zopf (1892, S. 93). Auch ein diastatisches Ferment liess sich in vier Tage alten Normalculturen in folgender Weise nicht nachweisen. Eine Cultur wurde in zwei Theile getheilt; der eine Theil wurde aufgekocht, der andere nicht aufgekocht, aber mit einigen Tropfen Chloroform versetzt. Beide wurden mit ganz wenig Stärkekleister versetzt, bei 28° stehen gelassen und nach 24 Stunden untersucht. Beide Culturen zeigten bei vorsichtigem, tropfenweisem Zusatze von Jodjodkaliumlösung die gleiche intensive Blaufärbung wie vor dem Stehenlassen. Da die Mittellamellen der Möhrenzellen durch die Thätigkeit des Spaltpilzes gelöst werden, so ist immerhin zu vermuthen, dass sie ein für diesen Zweck bestimmtes Enzym ausscheiden, doch wurde dasselbe nicht nachgewiesen.

Säurebildung. Der Spaltpilz erzeugt in Normallösung ziemlich viel Säure. 100 ccm einer alten Cultur erforderten zur Neutralisation 1,5 ccm Normalkali; in Asparaginlösung wird bedeutend weniger Säure gebildet. Die Asparaginlösung entwickelt beim Kochen Dämpfe, die angenehm alkoholisch riechen.

2. Die Entwickelungsgeschichte und Morphologie von Astasia asterospora.

Ehe ich auf die speciellere Schilderung der Morphologie der Species eingehe, will ich einen kurzen Ueberblick über deren Entwickelungsgeschichte geben. Die Spore der Pflanze keimt in Normallösung, bei 30° nach ungefähr 6 Stunden. Aus der Spore tritt ein Stäbchen hervor, welches sofort beweglich ist, ein Schwärmer. Aus diesem gehen bald, wesentlich durch fortgesetzte Zweitheilung, weitere einzellige Schwärmer hervor. Nach einiger Zeit, bei Benutzung von 5 ccm Normallösung ungefähr nach 12 Stunden, beginnen einzelne dieser Schwärmer in den Ruhezustand überzugehen und Gallerte auszuscheiden. Geschieht dieses in Flüssigkeit, so sieht man auf ein solches Stäbchen zahlreiche Schwärmer zuschwimmen, das Stäbchen wieder verlassen, sich ihm wieder nähern und dieses Spiel so lange fortsetzen, bis sie sich neben ihm zur Ruhe begeben. Es entstehen so kleine, runde Colonien (Fig. 25), die nach 20—24 Stunden schon reichlich gebildet sein können und, da sie Gasblasen entwickeln, bald in der Flüssigkeit hochsteigen, sich an einander legen und Schleimflocken bilden. In diesen Schleimflocken spielt sich nun die weitere Entwickelung der Stäbchen ab.

Auf feuchtem, festem Substrate verläuft der Prozess in gleicher Weise, nur bleiben die zuerst entstehenden kleinen Colonien dann liegen und verschmelzen durch Wachsthum mit einander zu den schleimigen Ueberzügen der Substrate, in denen die Entwickelung der Stäbchen ebenfalls in der gleich zu beschreibenden Art weiter schreitet.

Die Stäbchen theilen sich mehr oder weniger lebhaft. Selten entstehen durch diese Theilungen kurze Zellfäden, die mit einer festeren Schleimhülle umgeben sind, meist zerfällt jedes Stäbchen sehr bald nach der Theilung in zwei, und die Theilprodukte rücken von einander mehr oder weniger weg, so dass normaler Weise einzellige Stäbchen und solche, die in Zweitheilung begriffen sind, in der Schleimmasse liegen. Durch diesen Process werden die Schleimcolonien schnell vergrössert.

Nach einiger Zeit beginnen nun einzelne dieser Stäbchen mit der Bildung von Endosporen, werden zu Sporangien, und bald folgen viele andere nach. Die Stäbchen schwellen dabei mehr spindelförmig an, und jedes erzeugt normaler Weise eine einzige Spore, die schliesslich durch Zerfall des Stäbchens frei wird. Im Allgemeinen dauert die Entwickelung der Spore vom Beginn der ersten Andeutung der Sporenbildung im Ruhestäbchen bis zum Freiwerden derselben etwa 40—46 Stunden. Viele Ruhestäbchen kommen nicht zur Sporen-

bildung, sondern sterben ab; ihre eigenthümlichen Reste bleiben einige Zeit im Schleime liegen.

In der Cultur der Astasia in Flüssigkeit findet man bis zur Erschöpfung des Nährbodens immer einzelne Schwärmstäbchen und ruhende Stäbchen. Ist der flüssige Nährboden erschöpft, so findet sich in der klaren Flüssigkeit ein Bodensatz von Sporen. In alten Culturen auf Möhren sieht man, bis die Möhren aufgefressen sind, ebenfalls an einzelnen Stellen, vorzüglich am Rande, stets Schwärmer, Ruhestäbchen, Sporangien und Sporen in allen Stadien der Entwickelung und darunter meist lange Fadenstäbe, wie ich sie später beschreiben werde, und wie sie auch in den Flüssigkeiten bisweilen reichlicher auftreten.

3. Die Sporen.

Zur Untersuchung sind gut ausgereifte Sporen aus älteren Möhrenculturen oder aus Culturen in Normallösung benutzt worden, welche die eigenthümliche Struktur der Sporenmembran vortrefflich zeigen. Die Membran der Spore ist nämlich nicht glatt, sondern, wie Fig. 1 darstellen soll, mit 10 Leisten versehen, welche über die Längsseite hinziehen und noch etwas über die Endflächen der cylindrischen Spore hinübergreifen. Die Leisten sind meist glatt, nur selten scheinen sie auch noch kleine Hervorragungen zu besitzen, wie sie in Fig. 3 dargestellt sind. Die Leisten werden von der gelblichen Exine (α) gebildet, während die Intine der Sporenmembran farblos und schwach lichtbrechend ist. In der Spore liegt ein glattes, stark lichtbrechendes Stäbchen, welches bei der Keimung eine besondere Membran bildet, vielleicht sie schon in der Spore besitzt.

Die Spore sieht, im Wasser liegend, so aus, wie es Fig. 2 darstellt. Die Sternform des aufrecht stehenden Stäbchens könnte immerhin auf einer Faltung der Membran beruhen, und die helle Partie zwischen Stäbchen und gelber Exine könnte ein Hohlraum sein. Dagegen sprechen aber die Bilder, welche man bei Anwendung von Reagentien erhält. Färbt man die Sporen mit einer Spur von conc. Jodjodkaliumlösung (3 + 3 + 20) an, setzt dann Chloraljod hinzu und lässt eine Stunde einwirken, so erscheint die Exine gelb, ebenso das Stäbchen, und die ganze Spore quillt etwas heran. Trotzdem sieht man jetzt noch die Streifen, welche den Leisten entsprechen, bei hoher Einstellung, auf der Längswand. Behandelt man die Sporen mit conc. Schwefelsäure, so werden sie ellipsoidisch (Fig. 4) und schwellen an, trotzdem sieht man an ihnen die Leisten noch, ein sicheres Zeichen, dass es sich hier nicht um Falten der Membran

handelt. Färbt man mit conc. Jodkaliumlösung, die man seitlich zu den im Wasser liegenden Sporen zutreten lässt, so färbt sich die Exine am dunkelsten, das Stäbchen anfangs heller als die Exine, oft mit einer dunklen Linie an der Aussengrenze des Stäbchens (Fig. 7), dann dunkler als die Intine. Setzt man zu mit Jodjodkalium angefärbten Sporen Chlorzinkjodlösung hinzu, so kann man häufig das Stäbchen fast verschwinden sehen, indem es sich nicht färbt und relativ schwach lichtbrechend erscheint, während Exine und Intine sich braun färben und so beide zur Anschauung gelangen. Die Membran erscheint dann sehr dick, eben so dick wie bei der Keimung der Spore; ist zu viel Jod zugesetzt, dann färbt sich die ganze Spore allerdings tief braun. Damit ist bewiesen, dass die farblose Schicht zur Membran gehört. Für das Vorhandensein einer besonderen Stäbchenmembran spricht auch die Färbung, welche man erhält, wenn man Sporen einen Tag in Chloralcarmin liegen lässt. Dieser färbt Sporenmembran und Stäbchen schwach, doch zeigt letzteres meist eine dunkle Contur.

Gegen Chromsäure verhält sich die Membran der Spore recht widerstandsfähig. Legt man die Sporen in Eisessig, so tritt die Struktur der Membran scharf hervor; setzt man dann Chromsäure hinzu, so quellen die Sporen, bleiben aber selbst 24 Stunden lang noch erhalten, werden nur durchsichtiger, während die Membran der noch unreife Sporen enthaltenden Sporangien gelöst wird.

Was die Färbung mit Farbstoffen betrifft, so färbt zuerst alkoholisches Rutheniumroth die Sporen sehr schön und zwar färbt sich zuerst die Exine, erst später auch das Stäbchen. Alkoholisches Safranin (0,1, Alkohol und Wasser ca. 50) färbt die Sporen noch intensiver, wenn man sie lebend in die Lösung einträgt; besonders intensiv färbt sich die Exine um die Peripherie des Stäbchens.

Delafield'sches Hämatoxylin färbt in concentrirtem Zustande die Membran höchst intensiv blau, wenn es zwei Stunden auf die lebenden Sporen einwirkt. Färbt man die todten Sporen in der später bei den Schwärmstäbchen angegebenen Weise nach Heidenhain, so findet man in manchen Fällen nur die Sporenmembran intensiv gefärbt, manchmal die Sporenmembran dunkel, dann eine Zone farblos, das Stäbchen heller. Besonders erwähnenswerth scheint es mir zu sein, dass nicht selten die Höhlung, welche häufig durch starkes Eintrocknen des Stäbchens zwischen Membran und Stäbchen entsteht, besonders intensiv gefärbt erscheint. In Fig. 6 ist ein solcher Fall dargestellt, der sich nur so erklärt, dass der Farbstoff in diese Höhlung

eindringt, dort niedergeschlagen wird und dann langsamer durch das Differenzirungsmittel gelöst wird als die kleinere Menge des in die Membran eingedrungenen Farbstoffes. Ein besonderes Interesse besitzt wohl das Verhalten der Sporen gegen Carbolfuchsin bei der allgemein angewandten Methode der Bacteriologen. Bei dieser Methode werden die am Deckglas angetrockneten Sporen 3—10mal durch die Flamme gezogen, um sie zu tödten und festzulegen. Bei dieser Fixirung schrumpfen die Sporen stark zusammen, wie durch Vergleich der Fig. 7 *b*, der zweimal durch die Flamme gezogenen Spore 5 *a* und der zehnmal schnell durch die Flamme gezogenen Spore 5 *c* hervorgeht. Zugleich wird die Struktur der Spore so weit zerstört, dass nur an einzelnen Exemplaren der gefärbten Sporen noch deutliche Spuren der Leisten zu sehen sind. Bei kurzer Behandlung der Sporen mit Carbolfuchsin und schnellem Abspülen mit Salzsäurealkohol 20 (20 g Salzsäure, 100 ccm Alkohol, 200 ccm Wasser) erhält man die Sporen so intensiv gefärbt wie die Schwärmer, und zwar findet man, dass die Membran, vorzüglich die Exine, am intensivsten, das Stäbchen in der Spore kaum gefärbt ist. Zwei Minuten mit Carbolfuchsin gefärbte Sporen sehen dann aus wie Fig. 5 *a*. Behandelt man die so gefärbten Sporen mit Salzsäurealkohol 20, so werden sie ebenso schnell entfärbt wie die Schwärmer. Das gleiche Ansehen zeigen mit Methylenblau in gleicher Weise direct gefärbte Sporen. Will man in einer Mischung von Sporen und Schwärmern die Sporen allein gefärbt behalten, so muss man die Sporen so lange mit Carbolfuchsin erhitzen, bis der Farbstoff auch das Stäbchen in der Spore intensiv gefärbt hat und dann schnell mit stärker saurem Salzsäurealkohol 40 (40 Tropfen Salzsäure, 200 ccm Wasser, 100 ccm Alkokol) abwaschen. Es genügt, die Sporen 30 Minuten auf dem Wasserbade in der Carbolfuchsinlösung zu erwärmen, dann schnell mit Salzsäurealkohol 40 abzuspülen. Jetzt färbt sich also zuerst die ganze Spore, die Membran aber gibt bei der Differenzirung zuerst den Farbstoff ab, dem gefärbten Stäbchen so lange Schutz gewährend, bis die Schwärmer entfärbt sind. Man sieht also jetzt in den Präparaten nicht mehr die ganze Spore, sondern nur das Stäbchen, welches in ihr liegt (Fig. 5 *b*). Färbt man jetzt mit Methylenblau (1 conc. alkoholische Lösung 10 Wasser) nach, so färbt sich die Membran wieder blau, wie man vorzüglich auch an dem Hervortreten einzelner Spitzen an den Sporen, dann aber auch an den hinzugekommenen blauen Hüllen erkennen kann (Fig. 5 *c*). Behandelt man mit Carbolfuchsin 30 Minuten gefärbte Stäbchen mit Salzsäurealkohol 20, so wird meist der Farbstoff aus der Spore mit dem Farbstoff aus dem Schwärmer gleich-

zeitig entfernt, da die dünne Salzsäure längere Zeit einwirken muss, und so Zeit gewinnt, bis in das Innere der Spore einzudringen. Aus diesem Grunde wirkt wohl auch eine Mischung von 40 Tropfen Salzsäure und 300 ccm Wasser viel schlechter differenzirend als verdünnter Alkohol.

Die Keimung der Sporen. Die Keimung der Sporen wurde in einem Hängetropfen von Normallösung vor sich gehen gelassen. Die Präparate wurden zuerst vier Stunden im Brutschranke bei 28° belassen, das heisst, bis die erste Keimung beobachtet werden konnte, dann wurde die Beobachtung bei Zimmertemperatur an anderen Sporen durchgeführt. Die meisten Sporen keimten dann in der Zeit zwischen der fünften und achten Stunde.

Vor der Keimung schwellen die Sporen an, wie das aus Vergleich der Figuren 2, 3, 4 und 8 schon hervorgeht. Die Membran wird mehr und mehr gedehnt, schliesslich reisst sie an einem Pole der Spore auf und entlässt das Stäbchen.

Das Herausschlüpfen des Stäbchens, welches nach dem Heraustreten anfangs kaum länger und eben so dick wie die Spore erscheint, kann mit einem Rucke erfolgen (Fig. 8 *a*); es kann aber auch das Stäbchen bei der Geburt nur wenig aus der Spore heraussehen, dann weiter heranwachsen und hierauf erst heraustreten, wobei allerdings dann meist auch noch ein Herausschnellen des Stäbchens stattfindet (Fig. 8 *b* und *c*). Häufig bleibt die Sporenmembran noch eine Zeit lang, anscheinend durch ein Schleimfädchen, mit dem geborenen Stäbchen in Verbindung, so dass z. B. die Sporenmembran am Boden liegen und das Stäbchen, daran verankert, darüber schweben kann, oder dass auch die Membran von dem forteilenden Stäbchen anfangs nachgeschleppt werden kann. Bei Sporen, welche noch nicht ganz aus der Membran herausgetreten waren, habe ich einigemale ein äusserst feines Fädchen gesehen, welches an der Innenwand der Membran und am hinteren Ende des Stäbchens angeheftet zu sein schien.

Die aus der Spore herausschlüpfenden Stäbchen beginnen fast sofort sich zu bewegen, erzeugen also sofort Geisseln, werden zu Schwärmern.

In einem Falle, in welchem die Spore in viel Nährlösung schwamm, wurde ein halb aus der Spore herausgetretenes Stäbchen nach 15 Minuten herausgestossen, lag dann ruhig quer vor der Austrittsstelle, bewegte sich schon drei Minuten nach der Geburt ein wenig, aber schon fünf Minuten nach der Geburt schwamm es davon, indem es zugleich die Sporenmembran nachschleppte.

4. Die Schwärmer.

Die Weiterentwickelung der Schwärmer im Hängetropfen zeigt, dass sich die Schwärmer fortwährend durch Theilung vermehren und während ungefähr 24 Stunden so fortgesetzt Schwärmer allein bilden. Bei kleinen Tropfen eher, bei grösseren etwa nach dieser Zeit, sieht man schon die Schwärmer sich zu Häufchen sammeln und in den Ruhezustand übergehen. Zur Züchtung von Beobachtungsmaterial benutzt man Normallösung und eine Temperatur von 28°. Man findet dann ungefähr 16—18 Stunden nach der Impfung reichliches reines Material von Schwärmern.

Es ist also sicher, dass, wenn genügend Nährflüssigkeit vorhanden ist, die Schwärmer mindestens 10 Stunden lang nur in Schwärmer zerfallen, und dass auch die ältesten Theilstücke nicht vor dieser Zeit in den Ruhestand übergehen.

Beobachtet man die Schwärmer einer solchen normalen Cultur direct, so findet man, dass sie ähnliche Formen zeigen, wie sie in Fig. 9 dargestellt sind. Die Einzelstäbchen können sicher nach ihrer Abgliederung in ein und derselben Cultur sehr verschieden lang sein. In *a* sehen wir einen Schwärmer, welcher kürzer ist als die Hälfte des in Theilung begriffenen Schwärmers *d*. Unter normalen Verhältnissen werden die Schwärmer vor dem Beginn einer Einschnürung nicht viel keiner als *a* und nicht viel grösser als *c*. Ausser den einfachen Stäbchen kommen solche mit mehr oder weniger tiefer Einschnürung in der Mitte vor (*d* und *f*), die so weit gehen kann, dass die Stäbchen geradezu als Doppelschwärmer bezeichnet werden können. Es sind diese letzteren (*e*) die der definitiven Theilung vorhergehenden Zustände. Da sie ziemlich häufig sind, geht daraus hervor, dass sie immerhin ziemlich lange existenzfähig sind. Ausnahmsweise kommen statt dieser normalen, zweigliedrigen Schwärmer auch dreigliedrige vor.

Alle diese Formen sind lebhaft und eigenthümlich beweglich. Die einfachen Schwärmer, welche noch keine Einschnürung zeigen, bewegen sich in der Regel, ohne sich um ihre Längsachse zu drehen, gerade aus und wackeln dabei mehr oder weniger, meist sehr stark, nach rechts und links hin und her. Der Drehpunkt des Schwärmers liegt meist dem Vorderende stark genähert, so dass das Hinterende beim Wackeln einen grösseren Bogen beschreibt als das Vorderende. Gerade kleine Stäbchen wackeln schneller als grosse; bei gekrümmten Stäbchen sind die Bewegungen nicht so regelmässig. Stäbchen mit schwacher Einschnürung in der Mitte (*d* und *f*) wackeln oft mit gleichem Ausschlage beider Enden, und es sieht dabei manchmal so aus, als schlängelten

sie sich, weil der Schwärmer in der Einschnürung scharnirartig beweglich ist. Ist die Einschnürung weiter fortgeschritten (*e*), so findet oft ein starkes Hin- und Herschleudern der beiden Hälften bei der Bewegung statt. Diese Doppelschwärmer ändern oft, ohne dass sie sich drehen, ihre Bewegungsrichtung; wenn ein solches Doppelstäbchen also von Nord nach Süd schwimmt, den einen Pol nach vorn, so kann es plötzlich von Süd nach Nord schwimmen, jetzt mit dem anderen Pol nach vorn, ohne seine Achse aus der Richtung Nord-Süd herauszubringen.

Die Schwärmer besitzen eine Membran. Dass Schwärmstäbchen eine Membran besitzen können, ist besonders durch Fischer's Untersuchungen sicher entschieden; bei Bacillus Solmsii (Fischer 1894, Taf. IV Figg. 1—3) z. B. tritt die Membran nach der Plasmolyse scharf hervor. Dennoch wäre es nicht auffallend, wenn solche Schwämer, die nur eine Zeit lang, gleich nach der Keimung schwärmen, membranlos wären. Ich habe deshalb einige plasmolytische Versuche zum Zwecke des Nachweises der Membran angestellt. Es wurde zuerst versucht, die Schwärmer mit 0,5 proc. Salpeterlösung einzutrocknen und dann mit alkoholischer Safraninlösung, mit Methylenblau oder Hämatoxylin zu färben. Es stellte sich hierbei nur selten osmotische Contraction ein, wie eine solche in Fig. 23 abgebildet ist. Eine Membran war dabei nicht zu erkennen. Setzt man zu einem Tropfen der Schwärmercultur einen gleich grossen Tropfen 5—10 proc. Salpeterlösung und dann sofort eine Spur conc. Jodkaliumlösung, so wird die Plasmolyse fixirt nnd die äusserst zarte Membran braun gefärbt. Jetzt erkennt man die Membran bei einfachen Stäbchen leicht, ebenso aber auch bei Doppelschwärmern. Bei manchen in Theilung begriffenen Stäbchen sieht man nur eine äusserst zarte Quermembran (Fig. 10 *a*), bei Doppelschwärmern mit weit auseinandergerückten Hälften eine dicke, anscheinend aber substanzarme Quermembran (Fig. 10 *b*).

Die Schwärmer besitzen in der Achse des Stäbchens liegende Vacuolen. Man sieht schon bei directer Beobachtung der lebenden Schwärmer, dass in der Achse des Stäbchens schwächer lichtbrechende Substanz liegt. Die Stäbchen sehen bei tiefer Einstellung etwa aus wie Fig. 9 *a*.

Tödtet man die Schwärmstäbchen mit Osmiumsäure ab, so lassen sich die helleren Stellen in der Achse der Schwärmer noch leichter beobachten als an lebendem Materiale. Sehr schön treten die axil liegenden Vacuolen bei seitlichem Zusatz von conc. Jod-

jodkaliumlösung zum Präparate hervor, wenn man eben intensiv gefärbte Stäbchen ins Auge fasst. Bei längerem Liegen in der Lösung schrumpfen die Stäbchen, und die Plasmastruktur wird zerstört. Man sieht, wenn man sofort beobachtet, deutlich, dass die axile Region des Stäbchens nur schwach gefärbt und schwach lichtbrechend ist, während die periphere Region des Protoplasten im Allgemeinen kräftig gefärbt erscheint. Je nach dem Alter und dem Zustand des Stäbchens sind in dieser Region die zu beobachtenden Erscheinungen verschieden.

Doppelstäbchen zeigten häufig in jedem der noch zusammenhängenden Einzelstäbchen im Allgemeinen eine grosse hellere Stelle in der Mitte, in diese hineinragend eine dunklere Plasmamasse und sonst hauptsächliche Anhäufung des Cytoplasmas an den Polen, so dass das Aussehen der gefärbten Stäbchen im Grossen und Ganzen das der Fig. 11 *b* war. Dabei konnte ich aber sehr häufig bemerken, dass die dunkle Plasmamasse durch einen feinen Faden oder eine feine Lamelle mit der gegenüber liegenden Wand verbunden war. In beiden Fällen ist allermeist der innere Rand des Cytoplasmas nicht glatt, sondern es sind Spitzchen vorhanden, die erkennen lassen, dass die hellen Stellen noch von Cytoplasmafädchen oder äusserst feinen Lamellen durchsetzt sein können. Solche sieht man in manchen Fällen auch deutlich, so dass dann jedes oder eines der Stäbchen drei helle Stellen enthält oder sogar vier, die theilweise durch sehr feine Cytoplasmalamellen getrennt sind. Kurze Stäbchen, welche noch keine Einschnürung zeigten, verhielten sich ganz ähnlich wie die Hälften der Doppelstäbchen.

Längere Stäbchen mit schwachen Einschnürungen in der Mitte liessen sehr häufig entweder zwei oder vier hellere Stellen erkennen. Fig. 11 *c* stellt das gröbere Totalbild eines Stäbchens mit zwei hellen Stellen dar. Man sieht, dass das Cytoplasma an den Polen stark angehäuft ist, dass eine besonders starke Plasmabrücke die Mitte des Stäbchens durchzieht, und dass hier, was nicht immer der Fall ist, noch zwei dunklere Hervorragungen des Wandbeleges zu constatiren sind. Vier völlig getrennte hellere Stellen zeigt das in Fig. 11 *a* abgebildete Stäbchen. Hier ist die mittlere Plasmabrücke (α) ebenfalls sehr stark entwickelt; es sind aber noch zwei schwächere unregelmässigere Plasmalamellen β zu sehen, welche die Zelle ebenfalls durchqueren. Das sind also relativ häufig vorkommende Totalbilder, jedoch sind damit durchaus nicht alle Vorkommnisse beschrieben, und nur das Gröbste der Erscheinung ist gegeben; es

verhält sich damit wie bei der Einzelzelle des Doppelstäbchens. In Figg. 11 *d*, *e* und *f* sind die Vacuolen und Protoplasten von drei etwas unregelmässigeren Fällen genau gezeichnet und können diese Bilder zur Ergänzung des Gesagten dienen. Die gröberen und auffallenderen Erscheinungen, vorzüglich die dickeren Plasmabänder und die häufig vorkommenden regelmässig vertheilten vier oder zwei helleren Stellen lassen sich auch bei Färbung der Schwärmer mit Methylenblau sehr leicht auffinden, während Feinheiten des Baues des Protoplasten nicht erkennbar werden. Setzt man zu einem Tropfen der Cultur eine Spur Methylenblaulösung (1 conc. alkohol. Methylenblaulösung + 10 Wasser), so färben sich die Schwärmer, ohne ihre Bewegung einzustellen. Zuerst färbt sich an den lebhaft beweglichen Schwärmern meist die Membran. Man sieht sie dann als zarte blaue Linie den Protoplasten umgeben; bei eben in Theilung begriffenen Schwärmern kann man auch eine zarte, schwach blau gefärbte Querwand (der Fig. 10 *a* entsprechend) sehen. Wenn die Einwirkung des Methylenblau länger dauert, so wird anscheinend die Lebensenergie des Protoplasten geschwächt, und nun tritt mehr oder weniger intensive Färbung des Protoplasten selbst ein, die bald die zarte Färbung der Membran sehr übertrifft. Bei schwach gefärbtem Protoplasten tritt wohl hie und da, bei kurzen Stäbchen, in der Mitte ein zart blau gefärbtes Pünktchen, der Kern hervor, allermeist ist aber vom Kern bei der Methylenblaufärbung nichts zu sehen, vielmehr werden die Schwärmer bald annähernd homogen gefärbt, mit mittlerer hellerer Region, oder es treten die in Figg. 12 *a* bis *c* wiedergegebenen Bilder auf. Zu diesen Bildern habe ich nur hinzuzufügen, dass die Querwand in Fig. 12 *c* hell erscheint gegenüber der Protoplasmafärbung. Die Membran nimmt stets zuerst den Farbstoff auf, färbt sich aber um so weniger intensiv, je älter sie wird und je mehr sie in Gallerte übergeht oder Gallertschichten bildet. Die Quermembran in Doppelstäbchen, deren Enden abgerundet sind (entsprechend Fig. 9 *e*), färbt sich deshalb kaum mit Methylenblau.

Aehnlich wie Methylenblau färbt Safranin (0,1 Safranin, 50 Alkohol, 50 Wasser) das Plasma der lebenden Schwärmer. In Eosin sterben die Schwärmer zu schnell ab. In Präparaten, die 5 Minuten in Formalindampf fixirt wurden, treten nach schwacher Safraninfärbung die gröberen Differenzirungen des Cytoplasmas auch gut hervor.

Die gröbere Anordnung des Cytoplasmas tritt mehr oder weniger

verschwommen, immerhin noch erkennbar hervor, wenn man die Tropfen der Cultur an dem Deckglase antrocknen lässt, in der Flamme fixirt, mit Methylenblau schwach färbt und in Canadabalsam einbettet.

In eigenthümlicher Weise treten die Vacuolen durch Färbung ihres Inhaltes hervor, wenn man die Schwärmer nach Heidenhain in folgender Weise ausfärbt.

Von gut schwärmenden Culturen wurden 20 Tropfen mit 20 Tropfen 2proc. Gelatine und mit 2 Oesen Osmiumsäurelösung versetzt. Zur Mischung wurde dann conc. Jodjodkaliumlösung bis zur dunklen Braunfärbung zugesetzt. Davon wurde ein kleiner Tropfen auf das Deckglas gebracht und etwas stehen gelassen, schliesslich in eine Petrischale gelegt (auf Fliesspapier), daneben ein Uhrglas mit Formaldehydlösung gestellt und die Schale geschlossen. Nach 20 Minuten war die Gelatine gehärtet. Das Formaldehyd wurde aus der Schale genommen, in die Schale Heidenhain'sche Eisenlösung gegossen, 4 Stunden stehen gelassen, dann die Eisenlösung abgewaschen. Das Deckglas wurde hierauf in der Petrischale wiederum mit einer Lösung von 0,5proc. wässeriger Hämatoxylinlösung, wie es Heidenhain vorschreibt, oder mit Delafield'scher Hämatoxylinlösung übergossen und diese eine Nacht hindurch einwirken gelassen. Schliesslich wurde mit der Eisenlösung differenzirt.

Die so erhaltenen Präparate zeigten, wenn sie gut differenzirt waren, in den meisten Schwärmern mehr oder weniger zahlreiche dunkelblaue Körnchen in dem hellblau gefärbten Stäbchen. Die allermeisten dieser Körnchen verhielten sich gleichartig. Bei mittlerer Einstellung waren sie mehr oder weniger dunkel gefärbt, von unregelmässiger Gestalt und Grösse; bei nur etwas tieferer Einstellung wurden sie sofort farblos und machten den Eindruck von hellen Vacuolen in den blau gefärbten Stäbchen. Bei höherer Einstellung glänzten sie nicht. Ihre Materie ist also relativ schwach lichtbrechend, ihre Färbung doch wenig intensiv. Den sichersten Anhalt über ihre Natur gibt ihre Lage. Sie entspricht allermeist der der Vacuolen. In manchen Präparaten fanden sich fast ausschliesslich Punkte in der Lage, die in Figg. 13 *d* und *e* dargestellt ist, in den Schwärmern, seltener waren in den Präparaten unregelmässigere Anordnungen häufiger, wie sie die Figg. 13 *a*, *b*, *c* darstellen. Es ist also kaum zu bezweifeln, dass die Punkte allermeist eingetrockneten, gefärbten Vacuoleninhalt vorstellen. Nach Gram gefärbte Präparate, welche meist einen Tag in Nelkenöl differenzirt worden

waren, zeigten ganz ähnliche Erscheinungen. Ein Paar so gefärbte Stäbchen sind in Figg. 14 *a* und *b* dargestellt. Wie vorher behandelte, mit Carmalaun gefärbte, mit Alaunlösung differenzirte Präparate zeigen ganz ähnliche, in der Achse des Schwärmers liegende, bei hoher Einstellung tief roth, bei tiefer farblos erscheinende Gebilde (Fig. 13 *A*).

Es hat mir übrigens den Eindruck gemacht, als könnten durch Eintrocknen hie und da auch schon in den Schwärmern künstliche Lücken entstehen, die sich mit Farbstoff füllen und ihn, da er in Masse vorhanden ist, langsamer völlig abgeben als das Protoplasma. Jedenfalls hängt auch das Erscheinen der Vacuolenfärbung wesentlich von der Präparation ab. In manchen Fällen, bei gut gehärteten Schwärmern, die nach dem Gelatineverfahren präparirt waren, erschienen bei Anwendung der Heidenhain'schen Färbung alle Bacterien homogen gefärbt. Die Schwärmer enthalten in den normalen einfachen Stäbchen meist ein oder zwei schwer nachweisbare Zellkerne. Der Nachweis der Zellkerne der Schwärmer ist sehr schwierig. Eine Methode, nach welcher die Kerne allein gefärbt werden, habe ich nicht finden können. In angetrockneten Präparaten sind die Kerne nicht nachweisbar; durch dieses rohe Verfahren wird ja überhaupt die Struktur des Protoplasten zerstört oder wenigstens für die feineren Beobachtungen unbrauchbar gemacht. Wenn man sich, durch Anwendung der sogleich zu beschreibenden Rutheniumrothmethode auf die Zellkerne der jungen Sporen und der Ruhestäbchen, mit dem Aussehen der gefärbten Kerne vertraut gemacht hat, so gelingt mittelst dieser Methode auch die Auffindung der Kerne in den Schwärmern.

Wir benützen eine heiss bereitete Lösung von 2 g Rutheniumroth (Grübler in Leipzig) in 100 ccm Wasser oder eine meist besser wirkende, frisch bereitete Lösung folgender Zusammensetzung:

0,02 Rutheniumroth
6 Wasser
2 Alkohol von 95 %.

Wir fixiren zuerst das Plasma, indem wir ein Tröpfchen der auf dem Objectträger befindlichen Cultur ein paar Minuten über den Hals der Osmiumsäureflasche halten. Um die überschüssige Osmiumsäure zu entfernen, lassen wir den Objectträger dann eine halbe Stunde im feuchten Raume liegen oder erwärmen ihn ganz schwach. Zu dem Tropfen mit den fixirten Schwärmern fügen wir etwas Rutheniumroth zu und beobachten. Die Färbung wird langsam intensiver und

erstreckt sich über den ganzen Protoplasten, doch speichern die Kerne von allen Bestandtheilen des Protoplasten den Farbstoff am reichlichsten. Die Färbung hält sich in Glycerin und Glyceringelatine, in Canadabalsam nicht. In dieser Weise angewandt, wirkt das Rutheniumroth überhaupt als vortreffliches Kernfärbemittel. Die Kerne der Eumyceten färben sich gut damit. In Fig. 18 ist eine Zelle des Mycels von Hypomyces rosellus, welche in dieser Weise behandelt und in Glyceringelatine eingebettet worden war, bei der gleichen Vergrösserung skizzirt wie Fig. 15, um die Farbenunterschiede zwischen Kern und Cytoplasma zu zeigen. Bei günstigem Zufall sind die Differenzen in der Intensität der Färbung grösser. In den wachsenden Spitzen sind die Kerne schwieriger sichtbar zu machen und etwas kleiner als in älteren Hyphenzellen. In ungekeimten Sporen sind die Zellkerne sehr schwierig oder kaum in dieser Weise sichtbar zu machen.

Auch bei Angiospermen lassen sich die Zellkerne in gleicher Weise färben, noch besser färbt sich Alkoholmaterial, wenn man es direct mit Rutheniumroth behandelt.

Färbt man die Schwärmer von Astasia nach der Rutheniumrothmethode, so treten unter günstigen Verhältnissen die Kerne als kleine Punkte, die intensiver als das Cytoplasma gefärbt sind, hervor. Am besten sieht man sie, wenn sie von einer hellen Stelle umgeben sind, wie das auch bei den Kernen von Hypomyces nicht selten in den gefärbten Präparaten zu sehen ist. In den kleinen Stäbchen (Fig. 15 *a*) liegt ein, selten liegen zwei Kerne darin; in den längeren Stäbchen findet man meist zwei Kerne (Fig. 15 *b*), auch dann, wenn sie in Theilung begriffen sind. Selten finden sich in den in Theilung begriffenen Schwärmstäbchen drei oder vier Kerne.

Noch schwieriger als mit Rutheniumroth lassen sich die Kerne mit Jodjodkalium in den Schwärmern nachweisen. Das conc. Jodjodkalium muss schnell seitlich zudringen, aber ganz schwach färben, dann werden die Kerne etwas dunkler gefärbt als das Cytoplasma, so wie es in Fig. 16 dargestellt ist. In Fig. 17 ist eine gleich behandelte Zelle von Hypomyces dargestellt.

Die Stäbchen tragen Geisselbüschel, deren Einzelgeisseln so fein sind, dass sie nicht mehr aufzulösen sind. Zur Nachweisung der Geisseln wurde hauptsächlich folgende Methode benutzt, zu welcher sich Culturen in 1 proc. Fleischextractlösung besser eignen als Culturen in Normallösung, da sie bei der Färbung weniger Niederschläge bilden. Ein Tropfen der Cultur

wurde auf ein mittelst Schwefelsäure und Alkohol gut gereinigtes Deckglas dünn ausgestrichen, lufttrocken werden lassen und nach dreimaligem Durchziehen durch die Flamme und Abwaschen mit Wasser, 4 Minuten lang mit einer Tanninlösung (2 + 5 Wasser) gebeizt. Nach der Beizung wurde gründlich mit destillirtem Wasser gewaschen, 2 Minuten mit Carbolfuchsin ausgefärbt, mit Wasser gewaschen, getrocknet und in Canadabalsam eingebettet. Andere Präparate wurden nach Loeffler gefärbt.

Die Geisselbüschel werden ziemlich leicht abgeworfen und verquellen dann auch leicht. In Fig. 19 sind bei Tanninbeize erhaltene, keilförmige und rundliche Massen, die verquollenen, abgeworfenen Geisselbüschel, dargestellt, die nicht weit entfernt von ihren Stäbchen liegen.

Sind die Geisselbüschel gut erhalten und gut gefärbt, so sieht man sie als kleine, unten dunklere, oben hellere, spreizende Gebilde, wie sie in Figg. 20 *a* bis *d* und in Figg. 21 *a* bis *g* dargestellt sind. In Fig. 20 *d* erkennt man ein oben auseinandergefasertes Gebilde. Nach diesen Bildern zu urtheilen, liegt hier keine Einzelgeissel vor, sondern ein Büschel äusserst zarter Geisseln, die nicht mehr einzeln zur Anschauung gebracht werden können. Diese Büschel stehen niemals am Pole, sondern meistens völlig deutlich seitlich, selten dem Pole sehr genähert (Fig. 20 *c*).

An kurzen Stäbchen, die noch keine Einschnürung erkennen lassen, sitzt meist nur ein Geisselbüschel (Fig. 20 *b*, *c*, *d*), viel seltener zwei (Fig. 21 *d*), selten findet man zwei oben, noch seltener zwei oben und eins unten (Fig. 20 *a*). An längeren, in Einschnürung begriffenen Stäbchen sitzen meist zwei bis vier Büschel. Ein grosses und ein kleines Geisselbüschel findet man dabei häufig (Figg. 21 *a*, *c*, *g*), auch vier in der Anordnung wie in Figg. 21 *e* und *f* sind nicht selten. Fig. 21 *e* zeigt noch keine Einschnürung, ist aber wahrscheinlich doch schon in Theilung begriffen. Es scheint mir aus diesen Beobachtungen folgendes hervorzugehen: Die einfachen jungen Schwärmer besitzen meist nur ein seitliches Geisselbüschel, seltener zwei. Wenn die einzelligen Stäbchen die Vorbereitung zur Theilung treffen, wächst (Fig. 21 *g*) anscheinend am anderen Pole ein neues Büschel heran, so dass beim Zerfall des Doppelstäbchens oft wieder zwei Stäbchen mit je einem Büschel entstehen, oder es wachsen während des Theilungsprocesses zwei neue seitliche Büschel heran, wie es in Figg. 21 *e* und *f* zu sehen ist. Man findet eben deshalb an solchen Stäbchen häufig kurze und lange Büschel neben einander;

wie sie Figg. 21 *a*, *c*, *e*, *f* und *g* zeigen. Es ist wahrscheinlich, dass oft, durch Abwerfen des älteren Geisselbüschels, aus jungen, kurzen Schwärmern mit zwei Büscheln, solche mit einem Büschel hervorgehen.

Die Theilung der Schwärmstäbchen. Die Beobachtung der lebenden Schwärmer lehrt, dass ein Schwärmer meist bis zu einer gewissen, zwischen ziemlich weiten Grenzen schwankenden Grösse heranwächst und dann unter Einschnürung allermeist in zwei neue Schwärmer zerfällt. Es finden sich dabei alle Grade der Einschnürung (Figg. 9 *a*, *f*, *e*). Die Einschnürung beginnt meist in der Mitte der Stäbchen; seltener findet sich eine Einschnürung am Ende des Drittels eines Schwärmers, etwas häufiger eine in der Mitte und eine, welche am Ende eines Viertels des Stäbchens liegt (Fig. 22 *b*), also Formen, welche zeigen, dass die Schwärmer sich ausnahmsweise, ehe sie in zwei Stäbchen zerfallen, noch weiter theilen können und sich nicht stets in der Mitte zu theilen brauchen. Derartige anormale Schwärmer sind in manchen Fällen doppelt so lang wie das in Fig. 9 *d* abgebildete Stäbchen. In jungen, nur Schwärmer enthaltenden Culturen, sind die anormal langen Formen selten; in 8 Tage alten Normalculturen fand ich derartige und noch viel längere Schwärmer nicht gerade selten. Es kommen darin Schwärmer vor, die länger sind als das in Fig. 29 abgebildete Ruhestäbchen. Behandelt man die eingetrockneten Schwärmer mit Carbolfuchsin (Fig. 22 *b*), mit Safranin oder mit Hämatoxylin (Figg. 24 *a* und *c*) oder mit Methylenblau, so macht es den Eindruck, als fände diese Einschnürung auch unter Einschnürung der Membran statt; die Färbungen mit Jod (Fig. 10 *b*) lehren jedoch, dass auch bei den tief eingeschnürten, anscheinend kaum mehr zusammenhängenden Stäbchen, eine Querwand vorhanden ist, welche sich jedoch mit diesen Farbstoffen nur schwer oder kaum färbt. Gefärbte Präparate zeigen uns aber ferner, dass auch in nicht eingeschnürten Stäbchen schon eine Membran, die oft das ganze Stäbchen zu durchsetzen scheint, vorhanden ist. So tritt bei Jodfärbung und Plasmolyse die Querwand hervor, wie es in Fig. 10 *a* dargestellt ist. An nicht eingetrockneten Methylenblaupräparaten erscheint die Querwand als kaum gefärbte Linie (Fig. 12 *c*), ebenso sieht man sie nur schwach gefärbt bei höchst kräftiger Färbung von angetrockneten Präparaten mit Safranin (Fig. 23). Die mit Farbstoffen gefärbten Präparate zeigen ferner meist relativ deutlich, dass niemals, so lange zwei oder mehr Zellen zu einem Schwärmstäbchen vereinigt bleiben, selbst dann nicht, wenn sich zwischen den

Doppelstäbchen in lebendem Zustande gar keine morphologischen Verbindungen mehr erkennen lassen, eine vollständige Durchtrennung des Protoplasten stattfindet; es sind stets Protoplasmaverbindungen zwischen den Gliedern eines Schwärmers vorhanden. Solche Protoplasmaverbindungen sind in Figg. 24 *c*, 22 *b*, 23, 12 *c* dargestellt.

Halten wir diese Erfahrungen alle zusammen und beachten wir, dass Schwärmer ohne Einschnürung relativ steif, die mit starker Einschnürung ganz leicht in der Einschnürungsstelle bewegbar sind, so dass hier nur eine sehr weiche Membransubstanz vorhanden sein kann, und beachten wir, dass die Ruhestäbchen später Schleimmassen zwischen sich ausscheiden, so lässt sich die Entstehung der Querwand und der Theilungsprocess am besten folgendermaassen auffassen.

Die Anlage der die Theilung eines Stäbchens in zwei bewirkenden Querwand geschieht in Form eines Ringes, der sich successive verengert und den Protoplasten mehr und mehr einschnürt, ihn aber niemals völlig durchschnürt, bevor ein Abreissen der Tochterstäbchen von einander stattfindet. Der Membranring ist anfangs immer dünn und gleich dick und kann es auch bis zur völligen Ausbildung der Querwand bleiben (Figg. 10 *a*, 23, 12 *c*); meist aber beginnt die Membran schon früh, schon bei ihrer Anlage, von aussen nach innen sich zu spalten, dabei in der Mitte zu vergallerten und wohl auch schon Gallertmasse zwischen sich auszuscheiden, so dass jetzt der Protoplast an den beiden der Wand angrenzenden Stellen mehr oder weniger flach eingeschnürt erscheint (Figg. 24 *a*, 9 *d*, 21 *b*). Ist Gallerte zwischen den Stäbchen reichlich gebildet, so durchzieht diese schwer färbbare Gallerte (Fig. 10 *b*) eine leicht färbbare lange Plasmaverbindung (Figg. 24 *c* und 22 *a*); beide Stäbchen bilden noch eine physiologische Einheit und sind doch in der Gliederungsstelle ganz leicht durchbiegbar und beweglich.

Fragen wir uns, wie sich die Kerne bei der Theilung der Schwärmer verhalten, so ist zuerst klar, dass die Entstehung der Wand von der Kerntheilung unabhängig verläuft; denn die Kerne liegen ja in den Stäbchen, in welchen noch keine Querwand entstanden ist, oft schon weit weg von der Stelle der Querwandbildung (Figg. 15 *b* und 28 *a*), wenn die Bildung der Querwand noch nicht begonnen hat. Da, wo die Querwand entstehen soll, bildet sich jedoch anscheinend stets vorher eine kräftige Brücke von Cytoplasma (Figg. 11 *a*, *c*, *e*, 12 *b*), in welcher dann der Wandring ausgebildet wird; ich habe die Entstehung der Einschnürung an Stelle des

Plasmabandes direct beobachtet. Nach Bildung der Plasmabrücken währte es eine Stunde, bis deutliche Einschnürung eintrat; nach weiteren zwei Stunden waren die Stäbchen getrennt. Jedes entstehende junge Stäbchen bekommt bei der Theilung wohl meist nur einen Kern mit.

5. Die Ruhestäbchen vor der Sporenbildung.

Wie wir gesehen haben, vereinigen sich die Schwärmer zu Colonien, in denen sie in Ruhe kommen und sich, wohl nach Abwerfen der Geisseln, lebhaft weiter theilen, so ruhende Stäbchen, eventuell kurze Zellfäden erzeugend. Die Ruhestäbchen und Ruhefäden wollen wir nun etwas genauer verfolgen.

Die Ruhestäbchen, wie man sie in ungefähr 40 Stunden altem Materiale beobachten kann, gleichen fast alle in Grösse und Form den Schwärmern noch sehr. In den Schleimflocken, welche diese Colonien trüben, beginnt meist noch kaum die Sporenbildung in einzelnen der Ruhestäbchen. Die meisten der Ruhestäbchen erscheinen bei directer Betrachtung einzellig oder zweizellig (ähnlich wie Figg. 9 *b* und *f*), dabei rein cylindrisch, wie die Schwärmer, ebenso ungleich gross und ebenso gross, also so, wie sie Fig. 27 und Figg. 28 *a* bis *d* darstellt. Die Stäbchen theilen sich in diesem Jugendzustande noch, wie die Schwärmer, meist fortgesetzt in zwei Stäbchen, die bald aus einander fallen und wirr in der Colonie durcheinander liegen.

Aber nach und nach, wenn die Sporenbildung nach weiteren 24 Stunden in den Ruhestäbchen fast allgemein beginnt, treten die Theilungen in den noch weiter fortwachsenden Stäbchen nicht mehr allgemein so regelmässig auf, so dass in alten Colonien in Flüssigkeit und auf festem Substrate nicht selten vereinzelt viel längere Ruhestäbchen zu finden sind. In Fig. 26 *a* ist ein mässig langes, in Fig. 29 ein sehr langes derartiges Ruhestäbchen abgebildet. Theilt sich ein relativ langes Ruhestäbchen, so tritt die erste Theilwand meist von der Mitte weit entfernt, oft dem einen Ende ziemlich stark genähert, auf.

Die Theilwände treten hier, wie bei den Schwärmstäbchen, häufig anfangs als völlig gerade, dünne Quermembranen in Erscheinung, wie das in Figg. 26 und 28 *b* und *e* zu sehen ist, aber auch oft schon früh in Form der Einschnürung (Fig. 32), welche dieselbe Bedeutung haben wird wie bei den Schwärmern. Während aber die Schwärmer nur an den Flächen der sich trennenden Querwand Schleim ausscheiden, scheiden die Ruhestäbchen allseitig an ihren freien Flächen

Schleim aus, welcher also die sich abgliedernden Stäbchen sofort ringsum umschliesst.

Die Schleimbildung ist in den jüngsten Colonien der Ruhestäbchen schon im Gange. In den jungen Colonien ist der Schleim wenig consistent und färbt sich deshalb nur schwach, in älteren Colonien wird er consistenter und färbt sich intensiver. Die Schleimbildung ist sehr verschiedenartig in verschiedenen Nährmedien und etwas verschieden in verschiedenen Culturen. Schon in drei bis vier Tage alten Culturen in Normallösung findet man den Schleim, der in jungen Culturen meist ganz homogen erscheint, oft um manche Stäbchen dichter und scharf abgegrenzt, wie es z. B. in Fig. 30 dargestellt ist. In manchen Fällen erkennt man bei Färbung des Schleims, dass derselbe geschichtet ist, vorzüglich sieht man das oft bei Stäbchen, welche schon Sporen bilden; oft aber beweist nur das Vorhandensein einer dichteren scheidenartigen Schleimschicht (Figg. 31 und 32) das Vorhandensein von Schichten ungleicher Dichte, die nach einander ausgeschieden wurden. Wo solche dichtere Schleimschichten gebildet werden, findet selbstverständlich keine so schnelle Zerstreuung der durch Theilung und Trennung entstehenden Individuen statt; die Zellen bleiben zu Scheinfäden angeordnet (Fig. 31). Es werden die Scheinfäden oft bei der Präparation gedehnt, so dass die um und zwischen den Stäbchen liegende Schleimmasse zu einem Faden ausgezogen wird (Fig. 26 *b*). Hie und da entstehen aber auch kurze Fädchen, wahrscheinlich dadurch, dass in einem lang herangewachsenen Stäbchen zugleich mehrere Theilwände auftreten (Fig. 31 *a*).

Die Färbung des Schleimes gelingt nur schwierig, es ist wohl neben der Schwerfärbbarkeit der Schleimsubstanz der geringe Trockensubstanzgehalt desselben daran schuld. Eine mässig intensiv gefärbte Lösung von Methylviolett (Pyoktanin, Merck) in 30proc. Alkohol färbt, wenn man Schleimflocken ein paar Stunden darin liegen lässt, die Stäbchen sehr intensiv, den Schleim mässig intensiv. Vorzüglich deutlich treten damit Schleimfäden hervor, die durch Ausziehen der Schleimschicht entstanden sind (ähnlich wie in Fig. 26), und dichtere Schleimhüllen. In Fig. 31 sind solche gefärbte Schleimhüllen dargestellt. Es geht aus dem Objecte Fig. 31 *a* hervor, dass von der ganzen Aussenfläche des Fadens, dessen Querwände noch nicht gespalten waren, starke Schleimmassen ausgeschieden worden sind, und aus Fig. 31 *b*, dass die Fäden wesentlich durch Ausziehen der Schleimschichten der Aussenwände entstehen, nicht hauptsächlich aus den zwischen den Querwänden ausgeschiedenen oder aus Membranschichten

gebildeten Schleimmassen. Legt man die Schleimflocken längere Zeit in Delafield'sches Hämatoxylin, so färben sich die Schleimhüllen und Fäden, eventuell auch die Stäbchenmembran, mehr oder weniger intensiv (Figg. 26 und 30). Auch Magdalaroth in 30proc. Alkohol färbt den Schleim gut, wenn man ihn einige Stunden in der Farblösung liegen lässt und dann in Glycerin überträgt. Wie Fig. 32 zeigt, färbt Magdalaroth ebenfalls relativ dichte Schleimschichten relativ dunkel. Methylenblau, Fuchsinlösung, Safraninlösung und Ruthenium-roth färben den Schleim nur sehr wenig.

Aus den Beobachtungen an den Schwärmern und den Ruhestäbchen ergibt sich kein Grund für die Annahme, dass die äusseren Schleimmassen durch Verquellung von Membranschichten entstehen; es macht eher den Eindruck, als handle es sich um Ausscheidung von Schleim durch die Membran des Spaltpilzes.

In den selten vorkommenden echten vielzelligen Fäden scheinen sehr kurze und dünne Plasmaverbindungen zwischen den Einzelzellen längere Zeit erhalten zu bleiben; zwischen Doppelstäbchen (Fig. 32, bei *a*) sind solche oft leicht nachzuweisen.

Der Protoplast der Ruhestäbchen ist wesentlich so gebaut wie der der Schwärmer. Morphologisch auffallende Reservestoffe werden nicht gebildet. Die Vacuolen scheinen einen ganz ähnlichen Charakter wie bei den Schwärmern zu besitzen (Fig. 28 *a*), manchmal noch ein wenig deutlicher und schärfer begrenzt zu sein als bei den Schwärmern. Erhitzt man die Stäbchen schnell mit Wasser und färbt sie sofort mit Rutheniumroth, so färben sich meist die Vacuolen intensiv roth, erscheinen bei hoher Einstellung dunkler als das Cytoplasma (Fig. 33), bei tiefer farblos. Auch bei anderen Methoden erhält man jetzt die Vacuolen noch leichter gefärbt als bei den Schwärmern. Fixirt man Ruhestäbchen mit Osmiumdampf, versetzt mit 1 proc. Gelatine, härtet mit Formalindämpfen eine Stunde, färbt nach Heidenhain (mit 5 proc. Hämatoxylinlösung), färbt schliesslich mit Magdalaroth gegen und bettet in Canadabalsam ein, so erhält man das Cytoplasma roth gefärbt und die Vacuolen oft als unregelmässig gestaltete Punkte, welche bei hoher Einstellung blau (Figg. 34 *a*, *b*), bei tiefer farblos (Fig. 34 *c*) erscheinen. Auch neben jungen Sporen sieht man, in schon angeschwollenen Stäbchen, oft solche Vacuolen. Die Kerne lassen sich in den Ruhestäbchen mittelst Rutheniumroth, nach Fixirung mit Osmiumsäure oder durch Erwärmen, auch bei Einwirkung von 5 proc. Salpeterlösung und Rutheniumroth nachweisen. Bei diesen Behand-

lungsweisen treten die Vacuolen als ungefärbte, das Cytoplasma als schwach, die Zellkerne als dunkler gefärbte Gebilde hervor. Die Färbung der Zellkerne der Ruhestäbchen ist meist intensiver als die Färbung der Schwärmerkerne. In Fig. 27 *b* sind Kerne, die mit Rutheniumroth, nach Osmiumsäurefixirung, gefärbt sind, dargestellt, während *a* durch Erhitzen fixirt wurde. Mit Jod treten die Kerne in den Ruhestäbchen oft sehr deutlich hervor. Man setzt zu stark schleimigen Tröpfchen einer Cultur, welche unter dem Deckglas liegen, seitlich conc. Jodjodkaliumlösung zu und beobachtet sofort an der Grenze der Jodlösung und der Nährlösung. Beobachtet man kurze Stäbchen im günstigen Augenblicke der Färbung, so findet man entweder einen Zellkern, welcher der Mitte mehr oder weniger genähert ist (Figg. 28 *c*, *d*), und der dann häufig ein wenig grösser ist als gewöhnlich, oder man findet zwei Zellkerne (Figg. 28 *f* und *a*), dann häufig in der Mitte eine kernfreie, breite Plasmabrücke. Die Kerne liegen allermeist im wandständigen Cytoplasma, selten auch mehr nach der Achse der Stäbchen zu, dann wohl in schmalen Cytoplasmalamellen oder Strängen, ähnlich wie sie in Fig. 17 für Hypomyces dargestellt sind. Sind die kurzen Stäbchen eben durch eine zarte Querwand in zwei Zellen gegliedert, so findet man in jeder Zelle einen kleinen Kern und oft einen Kern oder beide der Querwand relativ nahe (Fig. 28 *e* und *b*). Wahrscheinlich hat in diesem Falle auch die Theilung des Kernes kurz vor der Bildung der Querwand stattgefunden. Dass die Kerntheilung erst nach dem Beginne der Anlage der Zellwand stattfinden kann, geht aus Fig. 28 *g* hervor, in welcher nur ein Kern und schon beginnende Einschnürung dargestellt ist. Ganz lange, anormale Ruhestäbe (Fig. 29) enthalten stets mehrere Kerne. Es ist in ihnen die Kerntheilung schnell vorgeschritten, während die Zelltheilung unterblieb.

Also auch hier ist die Membranbildung von der Kerntheilung nicht direct abhängig, findet nicht stets in der Mitte zwischen zwei Kernen statt, die ihre Theilung eben vollendet haben, folgt also der Kerntheilung nicht auf dem Fusse, so dass eben ein- bis vielkernige Zellen, resp. Stäbchen, vorkommen können.

Die ohne Sporenbildung absterbenden Ruhestäbchen bedürfen noch einer kürzeren Besprechung, da sie in den älteren Colonien eine constante Erscheinung sind, auch in denen, welche reichlichst Sporen erzeugen. Diese absterbenden Stäbchen liegen theilweise in Gruppen zusammen, theilweise liegen sie vereinzelt zwischen den Sporangien. Ich habe einmal ein solches absterbendes

Stäbchen beobachtet und war erstaunt, wie schnell dasselbe der Entleerung anheimfiel; es dauerte kaum vier Stunden, so dass es nicht ganz unwahrscheinlich ist, dass benachbarte gesunde Stäbchen durch ihren Einfluss die Lösung der absterbenden Protoplasmamassen beschleunigen und die Zersetzungsprodukte selbst wieder benutzen.

Die abgestorbenen Ruhestäbchen sehen nach kurzer Zeit allermeist ganz charakteristisch aus. Am häufigsten sieht man eine zarte Membran, in deren Mitte ein Klumpen Plasma (?) liegt, während zarte Körnchen verschiedener Form in der übrigen Zellmembran zerstreut liegen. In Fig. 36 habe ich ein paar solcher Stäbchen, welche mit Rutheniumroth gefärbt waren, abgebildet.

6. Die Sporangien.

In vielen der Ruhestäbchen entwickeln sich Sporen.

Normaler Weise entsteht in jedem Stäbchen nur eine, im fast fertigen Zustande der einen Spitze genähert liegende Spore. Die fast reife Sporen enthaltenden Stäbchen sind meist spindelförmig angechwollen (Figg. 37 *a, d, i, h, l*). Selten liegen bei sonst normalen Stäbchen die Sporen in der Mitte (Figg. 37 *a* und *e*).

Von dem normalen Verhalten weichen zahlreiche Sporen ab. Nicht selten kommen trommelschlägerförmige Sporangien mit einer Spore vor (Figg. 37 *f, c*). Auch Sporangien mit zwei Sporen sind nicht gerade selten (Figg. 37 *b* und 38), und findet sich in diesen meist eine grosse und eine kleinere oder wenigstens schlankere Spore, da diese Stäbchen meist trommelschlägerförmig sind; eine Querwand findet sich in diesen Stäbchen nicht. Sporangien, welche gleichmässig doppelt angeschwollen sind, (Fig. 37 *g*) sind selten; wie weit bei ihnen die Durchschnürung der Protoplasten geht, habe ich nicht festgestellt; es scheint, als bestehe meist eine breite Verbindung zwischen den Protoplasten der beiden Hälften. Die sporenbildenden Stäbchen fahren fort, Schleim abzusondern, so dass sie stets von einer mehr oder weniger dichten Schleimhülle umgeben sind (Fig. 39), die geschichtet sein kann (Fig. 40), jedoch nur durch Färbung sichtbar zu machen ist. Die sporenbildenden Stäbchen sind gelblich (Fig. 39). In den Ruhestäbchen, welche zur Sporenbildung schreiten, liegen anscheinend wechselnd ein oder zwei Kerne. Wenn ein Kern vorhanden ist, so liegt derselbe in der Mitte des Sporangiums (Figg. 35 und 28 *c, d*), wenn zwei vorhanden sind, so nehmen sie meist die Lage ein, die in Fig. 28 *a* angegeben ist. In den Sporangien mit zwei Kernen betheiligt sich, wie in den einkernigen, nur ein Kern an der Sporenbildung, und ist der nicht an der

Sporenbildung theilnehmende Kern sehr schwierig und nur selten im lebenden Sporangium zu sehen, leichter in dem mit Jod gefärbten; er bleibt meist relativ klein.

Die erste Erscheinung, welche den Beginn der Sporenbildung verräth, ist im normalen Falle eine geringe Anschwellung des Sporangiums in die Dicke, wobei zugleich eine schwache Zuspitzung des Sporangiums eintritt, und das Auftreten einer bei tiefer Einstellung hellen, ellipsoidischen, von einer etwas dichteren Cytoplasmahülle umschlossenen Stelle. Die Plasmahülle umgibt unter Umständen die Vacuole schon als annähernd scharfe Linie, ähnlich wie in Fig. 48 *o*, manchmal ist sie so scharf nicht entwickelt, und die Erscheinung gleicht mehr der Figur 43 *n*. Immer ist also eine Plasmabrücke da, wie sie bei Theilung eines Ruhestäbchens oder Schwärmers sich bildet, nur ist diese verschoben und dicht um die Sporenvacuole mehr oder weniger verdichtet. Der Kern liegt wahrscheinlich jetzt meist noch im dichten Wandbeleg, ist dabei relativ klein und deshalb meist nicht zu sehen. Er tritt aber bald, wenn die Anschwellung des Sporangiums ein wenig fortschreitet, mehr oder weniger deutlich hervor. Seine Lage ist dabei verschiedenartig. Manchmal liegt der Kern anfangs der Spitze des Sporangiums genähert im Cytoplasma, manchmal mehr der Brücke genähert oder in dieser. Das Sporangium schwillt nun weiter im oberen Theile an (Fig. 48, 2.20), während sich zugleich die Sporenvacuole vergrössert, das Grenzplasma vermehrt und homogener in das Cytoplasma des Sporangiums übergeht (auch Figg. 48, 50). Wie die Jodfärbung lehrt, ist in diesem Zustande der Zellkern meist an Plasmabändern in der Mitte der Sporenvacuole aufgehängt (Figg. 42 *a, d*); er ist auch in den lebenden Stäbchen leicht zu sehen (Figg. 48 *o*; 48, 2.20; 43 *b, c*) und auf seine Maximalgrösse herangewachsen. Die weitere Veränderung besteht in dem Dickerwerden der protoplasmatischen Grenzschicht und in einem Dichterwerden des Inhaltes der Vacuole. Bei hoher Einstellung glänzt jetzt schon die Sporenanlage etwas (Figg. 43 *d, g*; Figg. 48, 25), aber sie ist noch von Plasmasträngen durchzogen, die wahrscheinlich jetzt dicker sind und zwischen sich Reservestoffe ansammeln. Nach kurzer Zeit folgt auf diesen Zustand der Zustand der scharfen Abgliederung des Sporenplasmas vom Cytoplasma des Sporangiums.

Die dichte Plasmaschicht, die um die jetzt, bei tiefer Einstellung, dunkler erscheinende Sporenvacuole liegt (Figg. 49, 25), grenzt sich mehr und mehr scharf nach aussen ab (Figg. 49, 50; Figg. 43 *e* und *f*), während sich zugleich eine helle Zone um die Spore bildet. Der

Kern ist meist noch sichtbar, leicht, wenn er in der Mitte der Spore zu sehen ist, schwieriger, wenn er im dichten Plasma des Randes der Spore liegt. Es scheint so, als ob sich nun das Plasma mehr und mehr contrahire und zugleich in der Peripherie der Sporenanlage ansammle, da die Mitte der Sporenanlage hell bleibt, die Sporenanlage meist kleiner wird und die Lichtbrechung immer stärker. Die Spore liegt nun bei hoher Einstellung als hellglänzende, scharf abgegrenzte Masse im Sporangium (Figg. 47, 10. 30 *b*). Die Spore ist jetzt noch nackt und scheint, vielleicht nachdem sie sich mit einer dünnen Haut, der Stäbchenmembran, umgeben hat, ein wenig heranzuwachsen und sich erst dann mit einer dicken, farblosen, glatten Membran zu umhüllen (Fig. 44 *c*), auf welche sich schliesslich die gelbe Exine mit ihren Leisten auflagert.

Zur Untersuchung der Sporenausbildung benutzt man am besten die oben schwimmenden Flöckchen aus 48 Stunden alten Culturen in Normallösung. Die Untersuchung nach der Jodmethode gibt den schnellsten Aufschluss über die Lage der Kerne und die Form des Protoplasten während der Sporenbildung. Untersucht man Stäbchen, welche schon fertige oder unfertige, aber deutlich und stark lichtbrechend hervortretende Sporen enthalten, so findet man, wie die Skizzen 41 *a*—*e* zeigen, allermeist einen relativ kleinen Kern im Cytoplasma neben der Spore liegen. Das mit Jod gefärbte Cytoplasma enthält im unteren Theile meist eine hellere Stelle, eine mehr oder weniger von Fäden durchsetzte Vacuole, und der Kern liegt an sehr verschiedenen Stellen im Cytoplasma, meist jedoch von der Spore ziemlich entfernt (*a*, *b*, *e*), selten der Spore genähert oder an der Basis der Spore (Fig. 41 *d*). In langen und trommelschlägerförmigen Sporangien findet man den Kern meist leicht, in kurzen habe ich ihn öfter nicht auffinden können. Ich kann daher nicht mit Sicherheit sagen, ob in allen Fällen in der sporenbildenden Zelle ein Kern neben dem in der Spore vorkommenden Kerne vorhanden ist; ich möchte aber annehmen, dass ein ausserhalb der Spore liegender Kern nicht immer vorhanden ist. Die Sporangien, welche zwei Sporen enthalten (Figg. 37 *b* und 38), habe ich, wegen ihrer Seltenheit, nicht genau untersuchen können; einmal schien mir neben zwei Sporen ein Kern vorhanden zu sein. Wendet man seine Aufmerksamkeit den angeschwollenen, aber noch keine stark lichtbrechenden Sporen enthaltenden Sporangien zu, also denen, in welchen die Sporenbildung im lebhaften Gange ist, so findet man in diesen Stäbchen stets einen auffallend grossen und stark durch Jod hervortretenden Kern (Figg. 42 *a*, *k*), wie wir sehen werden, den Sporenkern, und sehr häufig einen

zweiten, weniger leicht erkennbaren Kern (Figg. 42 *d* und *e*β), welcher jedoch in manchen Fällen, auch bei genauestem Nachsehen, nicht gefunden wurde. Der Sporenkern liegt nun stets in einer durch eine Plasmabrücke abgegrenzten, ovalen, vacuoligen, meist von Plasmafäden (oder Lamellen?) durchzogenen Region. Diese Region erscheint anscheinend um so schärfer umgrenzt und um so schärfer von der übrigen Region des Stäbchens abgegrenzt, je weiter das Sporangium in der Sporenentwickelung fortgeschritten ist (vgl. Figg. 42 *a* und *e*). Die übrige Region des Stäbchens ist ebenfalls vacuolig, in ihrem Vacuolenbau aber recht wechselnd. Manchmal ist eine (Fig. 42 *a*) oder es sind zwei besonders hellere Stellen vorhanden, manchmal ist die ganze Region mehr gleichmässig vacuolig oder von Fäden durchzogen.

Von grösster Wichtigkeit ist nun, dass man 1. niemals erheblich grössere kernartige Körper findet, dass also der Kern nicht wächst und sich nicht direct etwa zur Masse der Spore in irgend einer Weise ausbildet, 2. dass zwischen den abgebildeten Stadien und denen, in denen eine deutlich abgegliederte Spore zu sehen ist, keine weiteren Uebergangsstadien zu beobachten sind.

Die Sporangien mit scharf abgegrenzten, stark lichtbrechenden Sporen zeigen bei Jodbehandlung folgendes. In den 48 Stunden alten Culturen sind sehr viele Sporangien enthalten, welche die Spore als fast homogene, braune Stäbchen ohne Doppelcontur zeigen, die von einer mehr oder weniger ausgebildeten helleren Zone umgeben sind, welche ohne scharfe Grenze in das Cytoplasma übergeht. Diese fast oder ganz nackten Sporenanlagen sind anscheinend noch sehr weich, denn sie können sich bei schlechter Härtung unregelmässig verbiegen. Vom Zellkerne konnte ich in den Sporenanlagen nur in äusserst seltenen Fällen eine Andeutung, durch Jod, nachweisen. Fig. 42 *f* stellt ein solches Sporangium bei mittlerer Einstellung dar, in dem man auch eine häufig vorkommende Art der Vertheilung des Cytoplasmas erkennt. Die hellere Stelle in der Mitte des unteren Theiles des Sporangiums verschwindet in älteren Sporangien, in denen man die dicke Sporenmembran mit der Exine und das in ihr liegende Stäbchen gut erkennen kann (Fig. 42 *g*).

Wendet man nun die sorgfältigste Aufmerksamkeit der Betrachtung sehr zahlreicher in einem in der Nährlösung liegenden Schleimflöckchen befindlichen, lebenden, angeschwollenen Sporangien zu, so kann man unter diesen vier verschiedene Formen erkennen.

Die anscheinend jüngsten der spindelförmigen Sporangien zeigen bei mittlerer Einstellung (Fig. 43 *a* bis *e*) eine der jungen Spore entsprechende terminale helle, ellipsoidische Stelle mit einem meist recht deutlichen Kerne, welcher meist ungefähr in der Mitte der helleren, ellipsoidischen Stelle liegt (Figg. 43 *a, c, d, e*), seltener stärker seitlich, der Grenze derselben genähert (Fig. 43 *b*). Die helle Stelle selbst erscheint meist nicht völlig homogen, sondern lässt manchmal mehr oder weniger deutliche Ungleichheiten (Fig. 43 *b*) erkennen, die durch die Plasmastränge, in denen der Kern hängt, veranlasst werden. In der Nähe der ellipsoidischen, schwach lichtbrechenden Stelle ist die Hauptmasse des Cytoplasmas deutlich angehäuft, und oft erscheint die nicht von der Sporenanlage eingenommene Stäbchenhälfte deutlich heller.

Die zweite Kategorie, wohl eine Stufe ältere Sporangien umfassend, unterscheidet sich von der ersten dadurch, dass die Sporenanlagen bei mittlerer und tieferer Einstellung eben so dunkel oder etwas dunkler erscheinen als das Cytoplasma und nur selten noch einen Kern erkennen lassen (Figg. 43 *f* und *g*). Bei hoher Einstellung glänzen die Sporen noch nicht, sind also noch relativ wenig stark lichtbrechend. Die Sporenanlagen sind hier oft schon mit einem etwas helleren Hofe umgeben. In diesem Zustande fand ich in absterbenden Stäbchen die Sporenanlage manchmal vom umgebenden, dann scharf begrenzten Cytoplasma abgehoben, indem sich die Anlage einseitig, bohnenförmig contrahirt hatte. Die Spore ist wohl jetzt schon mit einer peripheren, dichten protoplasmatischen Grenzschicht versehen.

Dass dieser Zustand sich von dem vorhergehenden dennoch nicht wesentlich unterscheidet, geht schon daraus hervor, dass nach Jodfärbung ein derartiges Stäbchen genau so aussieht wie Fig. 42 *e*, nur ist die obere vacuolige Stelle dunkler gefärbt. Ausserdem habe ich auch einmal gesehen, wie sich bei einer absterbenden Spore, deren Bau noch der ersten Kategorie angehörte, an der Spitze das Plasma der Spore scharf begrenzt zurückzog (Fig. 43 *m*).

Bei einer dritten Sorte von Sporangien findet man die Sporen stark lichtbrechend, noch nicht von einer erkennbaren Membran, wohl aber von einem deutlichen Hof umgeben (Fig. 43 *h*). Vielleicht hat sich jetzt schon eine zarte Membran um die Spore gebildet, die nicht direct sichtbar ist. Schliesslich findet man Sporangien, deren Sporen eine mehr oder weniger deutliche Membran erkennen lassen (Figg. 43 *i* und *k*), mit deutlichen Leisten.

Nur in älteren Culturen kann man, wie ich gleich noch bemerken will, in Auflösung begriffene Sporangien sehen. Es scheint, als löse sich die Membran des Stäbchens langsam auf, während das Protoplasma homogen wird und dann oft als ganzes Stück oben und unten geradezu von der Spore abfällt. So wird die Spore frei.

Wenn man in Schleimklümpchen, in denen die Sporangien allgemein in Sporenbildung begriffen sind, die noch nicht angeschwollenen Stäbchen beobachtet, so findet man öfter solche, welche das Aussehen zeigen wie Fig. 43 *n*, also in einer endständigen, etwas dichteren Plasmamasse eine helle Vacuole erkennen lassen.

Die Färbung der Kerne durch Rutheniumroth im Materiale, welches in Sporenbildung begriffen war, gelang mir am besten in folgender Weise. Ein Schleimflöckchen aus einer 48 Stunden alten Normalcultur, welches möglichst vom Rande der Flüssigkeit entnommen war, wurde mit einer gleichen Menge der Flüssigkeit herausgehoben und auf dem Objectträger mit dem gleichen Volumen einer etwas älteren, normalen, spiritushaltigen Rutheniumrothlösung versetzt und gemischt. Nach Auflegen des Deckglases wurde beobachtet. Nach einiger Zeit trat in verschiedenen Sporangien und Ruhestäbchen die Färbung der Kerne ein, die oft äusserst scharf und tief war, gegenüber der Färbung der oft fast noch farblosen Cytoplasmamasse des Stäbchens. In Figg. 44 *h* bis *i* sind solche Färbungen dargestellt. Besonders hervorzuheben ist davon die Fig. 44 *i*, in der der Kern ausserhalb der oben befindlichen, an ihrer Grenze gefärbten Sporenvacuole liegt. Wahrscheinlich ist dieser Kern ein zweiter Kern des Sporangiums, während der Sporenkern selbst nicht gefärbt wurde. In Fig. 44 *m* sieht man zwei Kerne, von denen der Sporenkern undeutlicher ist als der andere, und in Fig. 44 *n* ist nur der äussere Kern gefärbt, während die fortgeschrittene Sporenanlage noch keinen Farbstoff aufgenommen hat. In Fig. 44 *k* und *l* sind die Kerne der Sporenanlagen schön gefärbt. Lässt man den Farbstoff länger auf die Stäbchen einwirken, oder kommt er zu concentrirt zur Wirkung, so färben sich auch junge Sporenanlagen relativ intensiv.

Härtet man mit Osmiumsäure und wendet man den Farbstoff länger und concentrirt an, so färben sich auch wenig fortgeschrittene Sporenanlagen so wie es die Figg. 44 *a, b* und *d* zeigen. Die weiter fortgeschrittenen Sporenanlagen erscheinen bei dieser Färbung und nach der vorher besprochenen Methode, je nach ihrem Alter und der Art des Eindringens des Farbstoffes, recht verschiedenartig gefärbt. In Fig. 44 *a* ist eine noch völlig membranlose Spore bei hoher Ein-

stellung gezeichnet. Fig. 44 *c* zeigt eine runde Spore, deren Exine noch keine Spur von Leisten besitzt, während Fig. 44 *o*, die wie Fig. 44 *c* bei mittlerer Einstellung gezeichnet wurde, schon Andeutungen von Membranleisten nur die ersten Anzeichen erkennen lässt. Fig. 44 *e* ist bei etwas hoher Einstellung gezeichnet und lässt die Leisten der roth gefärbten Exine sehr schön hervortreten.

Erwärmt man mit Osmiumsäure getödtete oder auch lebende junge Sporangien mit der Farbstofflösung, so werden manchmal die Kerne sehr intensiv gefärbt, doch tritt dabei leicht Zerstörung der Plasmastruktur ein. In Fig. 44 *f* sind gefärbte Kerne dargestellt.

Nach dem, was ich über die Sporenfärbung mittelst Carbolfuchsin und Methylenblau gesagt habe, ist es selbstverständlich, dass die Färbung der angetrockneten, in Sporenbildung begriffenen Stäbchen, je nach Ausführung der Methode, eine sehr verschiedenartige werden muss. Rothgefärbt bleiben nur mit einer Membran versehene Sporen bei gutem Gelingen der „Sporenfärbung“; junge Sporen geben das Fuchsin zu leicht ab. Als Kunstprodukte treten häufig in der Nähe der Sporen mit Fuchsin gefüllte Höhlungen und dunkle Punkte auf. Beim Nachfärben mit Methylenblau färben sich die Sporangien und membranlosen Sporen homogen blau oder letztere nicht viel intensiver als das Cytoplasma der Spore. Manchmal hebt sich die junge Spore aber von dem Plasma ab (Fig. 45 *c*).

In Fig. 45 ist in *a* ein nach der Carbolfuchsin-Methylenblaumethode gefärbtes Sporangium bei tiefer, in Fig. 45 *b* ist ein solches bei hoher Einstellung dargestellt. Das Stäbchen in der Spore ist hier intensiv roth, die Membran der Spore kaum, das Cytoplasma des Sporangiums blau gefärbt. Unten liegt eine rothe „Vacuole“, die wahrscheinlich beim Eintrocknen erst entstanden ist.

Die continuirliche Beobachtung der Sporenbildung wurde in folgender Weise durchgeführt. Die feuchte Kammer bestand aus einem Objectträger, auf dem eine kreisförmig ausgebohrte Glasplatte von 3,5 mm Dicke aufgeschmolzen war. In den Behälter wurde an den Seiten ein Baumwollenfaden gelegt, so dass die Mitte des Objectträgers frei blieb und dann wurde der Faden mit Wasser befeuchtet. Nachdem Vaseline auf den Rand der Glasplatte gestrichen war, wurde das Deckglas mit dem Präparate aufgelegt. Das Präparat wurde in der Weise erhalten, dass aus einer 48 Stunden alten Normalcultur ein kleines Schleimflöckchen herausgenommen, auf dem Deckglase ausgebreitet und einige Minuten offen stehen gelassen wurde, so dass der Rand der dickeren Schleimmassen etwas antrocknete und eine Verschiebung des Schleimes so unmöglich wurde.

Die Beobachtungen wurden an verschiedenen Stäbchen von verschiedener Entwickelungshöhe durchgeführt. Ich gebe hier meine Notizen:

1. Um $10^1/_2$ Uhr Morgens wurde ein gerades Stäbchen beobachtet, an dessen Spitze eine helle Vacuole lag (Fig. 46 *o*).

$3^3/_4$ Uhr Nachmittags war das Stäbchen angeschwollen wie Fig. $5^1/_4$. Um 5 Uhr war eine schon etwas stärker als das Cytoplasma lichtbrechende Spore vorhanden, um $5^3/_4$ Uhr war die Spore stark lichtbrechend geworden (Fig. 8). Am zweiten Tag, 8 Uhr Morgens, schien schon eine Membran gebildet zu sein, die jedoch erst um 12 Uhr deutlich doppelt conturirt erschien (Fig. $14^1/_4$).

2. Das Stäbchen war schon angeschwollen, als die Beobachtung um 9 Uhr 4 Minuten begann. Ungefähr wie Fig. 47, 9.4 zeigt, ist bei tiefer Einstellung an der Spitze eine schräg liegende, helle Stelle zu sehen, in welcher der Kern deutlich dunkelgrau hervortritt. Eine Grenze zwischen dem die helle Stelle direct umgebenden dichten Cytoplasma und dem übrigen Cytoplasma ist noch nicht zu erkennen. Die Sporenanlage ist also noch sehr schwach lichtbrechend.

Um 9 Uhr 55 Minuten. Die Begrenzung der Sporenanlage ist noch nicht schärfer geworden. Der Kern ist bei tiefer Einstellung noch sichtbar. Bei hoher Einstellung erscheint jetzt die Sporenanlage etwas stärker lichtbrechend als das Cytoplasma des Sporangiums.

Um 9 Uhr 60 Minuten erscheint der Kern etwas undeutlicher, ein ganz klein wenig grösser, verschwommen, wohl von einer etwas grösseren centralen Plasmamasse umhüllt.

Um 10 Uhr 10 Minuten ist der Kern nicht mehr sichtbar, während die noch nicht scharf abgegrenzte Spore weiter etwas an Lichtbrechung zugenommen hat.

Um 10 Uhr 30 Minuten hat sich die Spore abgegrenzt; sie erscheint bei tiefer Einstellung innen noch heller als an der Peripherie (Fig. 47, 10,30 *a*), bei hoher (Fig. 47, 10,30 *b*) schon kräftig lichtbrechend. Sie hat sich etwas contrahirt. Bis 12 Uhr 30 Minuten wird die Spore immer stärker lichtbrechend, ändert sich aber dann bis 1 Uhr kaum. Um 1 Uhr scheint die Spore von einer scharf begrenzten, schwach lichtbrechenden Zone umgeben zu sein, doch ist die Beobachtung nicht ganz zuverlässig, weil sich das Sporangium aufrecht gestellt hat.

3. Das um 11 Uhr 10 Minuten in Beobachtung genommene Sporangium war fast noch cylindrisch, und einseitig eine Spur zugespitzt. Wie Fig. 48 *o* zeigt, war sein Protoplast in eine längere

und kürzere Partie gegliedert. Die kürzere Partie, die Sporenanlage, war umgeben von einer bei tiefer Einstellung dunklen, elliptischen, protoplasmatischen, ziemlich scharfen Contur. Die Partie innerhalb der Contur war hier weniger hell als in Fig. 43 *n*, welche wohl einen ähnlichen, vielleicht aber auch etwas späteren Zustand darstellt. Seitlich in der Sporenvacuole lag eine diffuse dunklere Stelle, wohl der Kern.

Um 11 Uhr 30 Minuten lag der diffuse, gestreckte Kern in der Mitte. Um 12 Uhr war das Sporangium etwas gewachsen, oben etwas angeschwollen. Die Grenze zwischen Sporenvacuole und dem übrigen Sporangium war von einer dickeren Plasmabinde eingenommen, der Kern nach der anderen Seite gerückt, etwas deutlicher (Figg, 48, 50).

Von 12 Uhr bis 1 Uhr 30 Minuten schwoll das Sporangium noch etwas stärker oben an (Fig. 48, 2.20), die Sporenvacuole wurde relativ etwas schwächer lichtbrechend, da das umgebende Cytoplasma dichter wurde. Der Kern schien seine Stellung zu wechseln, doch ist es auch nicht unmöglich, dass das Sporangium sich etwas gedreht hatte. Der Kern lag um 1 Uhr 30 Minuten wieder in der Mitte der Sporenvacuole.

Um 1 Uhr 45 Minuten liegt der Kern wieder der Peripherie genähert. Um 1 Uhr 55 Minuten erscheint die Sporenvacuole bei tiefer Einstellung schwach, aber deutlich dunkler als das umgebende Plasma, behält aber in der Mitte eine hellere Stelle. Es grenzte sich also eine periphere dichtere Plasmamasse der Sporen jetzt deutlicher optisch von dem Cytoplasma des Sporangiums ab. Diese Abgrenzung begann zuerst an der Stelle, an welcher der Kern lag. Das Sporangium sah dann bei tiefer Einstellung ungefähr aus wie Fig. 43 *c*.

Um 2 Uhr 25 Minuten trat deutlichere Abgrenzung, stärkere Lichtbrechung, etwas schräge Lagerung der Spore (ungefähr wie Fig. 43 *g*) ein. Die Lichtbrechung nahm nun stetig zu. Um 3 Uhr war Contraction der Spore eingetreten, und eine helle Zone umgab die Spore. Auch noch um 3 Uhr 45 Minuten liess die bei hoher Einstellung hell glänzende Spore bei tiefer Einstellung eine hellere Mitte erkennen (Fig. 48, 4.35). Nun veränderte sich das Aussehen des Sporangiums und der Spore längere Zeit wenig. Um 6 Uhr war anscheinend Spore und Sporangium eher etwas kleiner als grösser geworden, die Spore bei hoher Einstellung etwas glänzender. Um 8 Uhr am anderen Morgen war die Spore ein wenig vergrössert und lag gerade; das Sporangium erschien etwas schlanker.

4. Ein Sporangium von dem Aussehen der Fig. 49 *o* wurde bei tiefer Einstellung von 11 Uhr 20 Minuten ab continuirlich

beobachtet. Der Kern war sehr deutlich sichtbar und von einer hellen Vacuole umgeben, die von dunklerem Cytoplasma rings umschlossen war. Der Kern wanderte bald nach dem unteren, dichten Rande der Sporenvacuole hin, während innerhalb 25 Minuten sich zugleich der Protoplasmarand der Vacuole mehr und mehr dunkler färbte, anscheinend auch die Vacuole mehr an Lichtbrechung zunahm. Nach 25 Minuten (Figg. 49, 25) war die Spore am unteren Theile schon deutlich abgegrenzt, der Kern trat immer noch etwas hervor, obgleich er in dem stark lichtbrechenden peripheren Plasma der Spore lag. Weiter wurde der Rand der Spore mehr und mehr dunkel und scharf, während sich zugleich das Cytoplasma in der Nähe der unteren Seite der Sporen lichtete und später, nach 25 Minuten, auch nach oben rechts zu heller wurde. Nach 50 Minuten zeigte also das Sporangium ungefähr das Aussehen der Figg. 49, 50.

II. Allgemeine Bemerkungen.

1. Die Sporen.

Soweit mir die Litteratur über die Bacterien bekannt ist, findet sich in derselben nur eine eben erschienene Mittheilung von Burchard (1897) über eine complicirtere Struktur der Sporenmembran, mit Ausnahme derer über das Vorkommen eines äusseren Gallertmantels. De Bary (1884, S. 498) sagt über die Sporen: „Die reife Spore ist von runder bis ellipsoidischer oder cylindrisch-länglicher Gestalt, je nach dem Einzelfalle“. „Sie besteht aus einem für die gegenwärtigen Untersuchungsmittel völlig homogenen, stark lichtbrechenden Protoplasmakörper; dieser wird — wie sich bei der Keimung zeigt — dicht umgeben von einer dünnen, aber festen, oft anscheinend spröden Membran, und rings um diese erkennt man wiederum oft eine blasse, schwach lichtbrechende und schwach conturirte Hülle von augenscheinlich gelatinöser Consistenz und nicht genau definirbarer stofflicher Beschaffenheit, welche die Sporen als zarter Hof umgibt und in manchen Fällen ausserdem an einem oder an beiden Enden derselben zu einem schweifartigen Fortsätzchen ausgezogen zu sein scheint. Diese Erscheinungen sind wohl zuerst von Pasteur (Études sur la meladie des vers à soie I, 228) beschrieben worden, allerdings ohne klare Erkennung ihrer Bedeutung.“ Klein (1889, S. 346) beschreibt ähnliches und sagt von Bacillus leptosporus: „Die Spore besitzt auch hier eine in zwei Schichten gesonderte Membran, wie Bacillus subtilis, megaterium, sessilis und andere, um die ziemlich

scharfe Sporenmembran im engeren Sinne einem ziemlich breiten, matt silberglänzenden Gallerthof, der nicht bloss eine optische Erscheinung ist, weil dicht beisammenliegende Sporen sich niemals mit den stark glänzenden Rändern berühren.“ Ernst (Zeitschrift für Hygiene 1888, IV und V) bildet solche Hüllen beim Wurzelbacillus ab, und Grethe (1897, S. 5) beschreibt sie ebenfalls für diesen. Eine blasse Hülle habe ich bei den Sporen von Astasia nicht bemerkt, nur hie und da sah ich bei kaum frei gewordenen Sporen an der Membran noch fremde Reste, die ich für Plasmareste des Sporangiums halte, sitzen. Dagegen fand ich, wie angegeben, dass die Membran der Spore aus zwei Schichten besteht, die man wie bei anderen Pilzen als Episporium (Exosporium), Aussenhaut, und Endosporium oder Innenhaut bezeichnen könnte. Ich möchte aber vorschlagen, der Einfachheit halber, die analogen Aussen- und Innenschichten der Membran aller Sporen, aller einzelligen Verbreitungsorgane, mit den schon für die Sporen der Angiospermen und Gymnospermen, Pteridophyten und Moose benutzten kurzen Ausdrücken Exine und Intine zu benennen, und haben deshalb diese Ausdrücke auch gebraucht.

Die Exine und Intine bilden die feste Sporenmembran, und es ist zu vermuthen, dass da, wo sich eine Schleimschicht an den Sporen findet, diese erst über der Exine derartiger Sporen liegt, dass also die Schleimschicht nicht die Exine physiologisch oder morphologisch vertritt.

Wie bei den Eumyceten trägt die gelbliche Exine auch bei Astasia allein die Leisten (Fig. 2). Die Intine ist farblos und bleibt bei der Keimung der Sporen erhalten. Das Keimstäbchen, welches austritt, besitzt sofort eine Membran, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass es dieselbe schon im Ruhezustand der Spore besitzt; es würde mir wenigstens dadurch das Zusammenziehen des Stäbchens innerhalb der Membran, beim Trockenwerden, wie es aus Fig. 6 hervorgeht, begreiflicher werden.

Die bei Astasia gefundene auffällige Struktur der Sporenmembran ist deshalb von besonderem Interesse, weil jetzt vorauszusehen ist, dass sich solche Strukturen noch mehr finden lassen werden, wenn man die Sporen in frischem Zustande färbt und lebend genau untersucht. Es sind also von dieser Seite aus neue morphologische Species-, vielleicht auch Gattungscharaktere zu erwarten. Die Durchmusterung von Hunderten von Sporen der Astasia haben mir gezeigt, dass die Sporen im ausgereiften Zustande stets die geschilderte

Morphologie der Sporenmembran aufweisen, mögen sie in Flüssigkeiten oder auf der Möhre gewachsen sein, dass also dieses morphologische Kennzeichen recht constant ist. Allerdings können, wie es scheint, die Leisten in ihrer Deutlichkeit etwas variiren, ebenso wie die Grösse der Sporen, die Form der Sporen und die Dicke der Membran. Diese Variationen sind werth, genau untersucht zu werden, da sie wahrscheinlich auch in Correlation zu der Widerstandsfähigkeit der Sporen stehen werden.

Dieser Intine und Exine von Astasia entsprechen höchst wahrscheinlich die nach Burchard (1897) beim Keimen der Sporen von Bacterium Petroselini abgeworfenen zwei Sporenhäute, von denen die erste dunkler und dichter, die letztere zarter und heller ist. Migula (1897) bildet die beiden Häute auf Tafel VI in Fig. 28 ab.

Bei der Keimung der Spore verändert sich die Beschaffenheit der Membran anscheinend schon bald beim Anschwellen der Spore, wenigstens verändert sich ihr Aussehen etwas. Es ist höchst wahrscheinlich, dass das wachsende Stäbchen im Innern der Spore die Membran chemisch bearbeitet, nicht nur dehnt. Grethe (1897, S. 18) fand, dass angeschwollene Sporen der von ihm untersuchten Species, sobald sie ihre starke Lichtbrechung verloren haben, trotz der noch vorhandenen Membran, der Sporenfärbung gegenüber wie vegetative Stäbchen verhalten und meint, man könne das nicht anders erklären als durch die Annahme, dass das besondere Verhalten der Sporen in der Beschaffenheit der Substanz des Sporenstäbchens, nicht in dem Verhalten der Membran beruhe, wie man gewöhnlich annimmt; denn, meint er, es wäre nicht einzusehen, wie eine Membran, die die Nährflüssigkeit so leicht durchliesse, wässerige Farbstofflösungen und alkalisches Methylenblau nicht durchlassen solle. Dass solche Membranen aber physikalisch möglich sind, ist zweifellos, und die Thatsache, dass Essigsäure nicht quellend auf die Spore einwirkt, ist ebenfalls kein Grund gegen die allgemeine Annahme. Nach meinen Erfahrungen spielt unter allen Umständen die Membran eine wichtige Rolle beim Verhalten der Sporen gegen Farblösungen, wobei aber nicht ausgeschlossen ist, dass in einzelnen Fällen auch die Stäbchen der ungekeimten Sporen den Farbstoff etwas stärker zurückhalten könnten als die vegetativen Stäbchen. In Astasia liegt ein schönes Beispiel für polare Keimung vor, welches zugleich eine Erklärung für die Constanz dieser Erscheinung bei Astasia zulässt, denn die Längsleisten erschweren hier doch wohl ein Durchreissen der Membran an der Seite und zwingen das Stäbchen polar auszutreten. Constant seitlicher Austritt der Stäb-

chen bei der Keimung mag wohl auch in besonderen Strukturverhältnissen der Membran seinen Grund haben; es sprechen dafür auch die von Prazmowski (1880, S. 12) an den Sporenmembranen von seinem Bacillus subtilis beobachteten polaren Verdickungen (1880, Tafel I *A* und *B b*), die allerdings erst nach Dehnung der Membran gesehen wurden. Grethe beobachtete bei seinem Heubacillus II einige Male eine solche Verdickung an den Polen und bei diesem Pilze trat das Stäbchen ebenfalls meist ganz äquatorial aus. Auch bei Megaterium zeichnet de Bary (1884, S. 500 Fig. 194 *k*) wenigstens an dem einen Pole der Spore eine Doppelcontur in das Bild der Membran. Sporen, deren Membranen ganz homogen wären, würden mit der Art der Keimung, polar oder äquatorial, leicht wechseln können. Es wäre wohl lohnend, einmal den Zusammenhang zwischen Membranstruktur und Form der Sporenkeimung bei den Bacterien mit unseren besten optischen Hilfsmitteln genauer zu verfolgen.

2. Der Protoplast der Schwärmer und Ruhestäbchen.

Die Form der Zellen der Bacterien ist keine besondere; die Zellen besitzen Membranen und können Geisseln bilden wie viele andere Pflanzenzellen, z. B. Pilzzellen. Die Physiologie und Biologie der Bacterien steht der der Pilze sehr nahe, ihre Lebensäusserungen sind im Allgemeinen keine principiell anderen als die der Eumyceten. Da man weiss, dass bestimmte physiologische Leistungen der Zelle eng mit der Morphologie der Zelle zusammenhängen, dass z. B. die Assimilation des Kohlenstoffes abhängig ist von den Chromatophoren, so musste man auch bei den Bacterien von vornherein einen ähnlichen Bau des Protoplasten vermuthen wie bei den Pilzen. Wir hatten bisher die Erfahrung gemacht, dass alle Zellen der Organismen, die eine genaue Untersuchung zuliessen, Cytoplasma und Kerne besitzen, und dass keines dieser Organe des Protoplasten allein lebensfähig ist; wir hatten also auch deshalb keinen Grund, anzunehmen, dass Zellen, die wir ihrer Kleinheit wegen nicht genau untersuchen konnten, ohne Cytoplasma und Zellkern seien, bis das Gegentheil bewiesen sein würde. Wir gehen deshalb auch wissenschaftlich richtig vor, wenn wir Erscheinungen, die für das Vorhandensein einer Morphologie sprechen können, die derjenigen des Protoplasten der Eumyceten ähnlich ist, im Sinne einer Analogie zwischen der Eumycetenzelle und Spaltpilzzelle deuten.

Die Eumycetenzellen besitzen allermeist in ihren vegetativen Zuständen mehr oder weniger zahlreiche Vacuolen, die den normalen

Vacuolen der höheren Pflanzenzellen gleichen, und häufig ist ein grosser Theil des Cytoplasmas wandständig. Eine Reihe von Erfahrungen sprechen dafür, dass sich der Bacterienprotoplast ganz ähnlich verhält.

de Bary (1894, S. 491) sagt: „Der Protoplasmakörper der Zelle erscheint im Stadium der lebhaften Vegetation bei den meisten, auch grösseren Formen als eine homogene, schwach lichtbrechende, den Zellraum ausfüllende Masse. Distincte Körnchen, deren stoffliche Beschaffenheit dahingestellt bleiben muss, lassen sich bei grösseren Formen auch in diesen Zuständen hie und da unterscheiden. Bei nachlassender Vegetation treten sie reichlicher hervor, und kann auch öfters eine wandständige Anordnung des Protoplasmas um einen wasserhellen Mittelraum beobachtet werden.“ S. 501 sagt er von Bac. Megaterium: „Das Protoplasma erfüllt den Zellraum minder gleichförmig und erscheint um einen helleren Mittelraum wandständig —“.

1891 hat Alfred Fischer zuerst in energischer Weise die Ansicht vertreten, dass das Cytoplasma der wichtigste Inhalt der Bacterienzellen sei (S. 70), und dass letztere einen die Hauptmasse des Zelllumens einnehmenden Zellsaftraum besässen. Er gründete seine Ansicht darauf, dass die Bacterienzellen beim Einbringen in Kochsalzlösungen von $^1/_2$—10 % oder andere osmotisch gleich wirksame Lösungen ihm Erscheinungen zeigten, wie sie unter denselben Bedingungen bei Algenzellen beobachtet werden konnten. Fischer sagt in dieser Arbeit: „Eine Inhaltsbeschaffenheit wie in der ausgewachsenen Zelle höherer Pflanzen, eine Sonderung in einen protoplasmatischen Wandbelag und einen die Hauptmasse des Lumens einnehmenden Zellsaftraum hat man für die echten Bacterien bisher wohl nicht vorausgesetzt. Nur für die dicksten Fadenbacterien, z. B. Crenothrix, wurde eine solche Beschaffenheit des Inhaltes angenommen, wie auch die Abbildungen z. B. bei Zopf (Spaltpilze p. 96 Fig. 35) zeigen. Und doch kann auch die kleinste Bacterie, welche so starke Plasmolyse zeigt, wie auf der Tafel dargestellt ist, eine andere Struktur nicht besitzen. Wenn der Inhalt einer Zelle durch 2 % NaCl-Lösungen bis auf zwei kleine Kugeln contrahirt wird, so muss die Zelle sehr saftreich sein, und dieser wässerige Saft muss einen grossen centralen Saftraum (Vacuole) erfüllen. So ergibt sich, dass auch die Bacterienzelle, wie die ausgewachsenen Zellen höherer Pflanzen, einen mehr oder weniger kräftigen protoplasmatischen Wandbeleg besitzt, der einen sehr grossen, den grössten Theil des Lumens einnehmenden Saftraum umschliesst. Wenn

die Bacterienzelle dicht mit Protoplasma erfüllt wäre, dann könnte nicht so starke Plasmolyse eintreten. Man versuche einmal, embryonale wasserarme Zellen des Vegetationspunktes einer beliebigen Wurzel zu plasmolysiren, man wird viel schwächere Contraction bekommen, als bei den Bacterien.“ Auch in der 1894 erschienenen Arbeit sagt Fischer, auf dieselben Gründe gestützt: „Dieser (der Protoplast) hat denselben Bau wie eine ausgewachsene Pflanzenzelle, er besteht aus einem der Zellwand angepressten dünnen Schlauch aus Protoplasma und umschliesst den Zellsaft, der den grössten Theil des Zellinneren erfüllt.“

Es ist selbstverständlich, dass der Schluss Fischer's nicht beweiskräftig war, denn eine Contraction einer Plasmamasse auf zwei kleine Kugeln kann auch erfolgen, wenn der ganze Protoplast schaumig ist oder solid und sehr wasserreich. Ich stimme also in diesem Urtheil ungefähr mit Bütschli (1896, S. 62) überein und bemerke, dass ich die Auseinandersetzungen von Fischer auf S. 108 seiner Arbeit (1897) genau gelesen habe. Fischer beschreibt nun ferner weder in dieser Arbeit noch in seiner 1894 erschienenen Arbeit eine Vacuole, und folgende Bemerkung aus der letzteren Arbeit (S. 29) zeigt geradezu, dass er eine solche nicht beobachtet hat: „Plasmolysirt man mit 5proc. Kochsalzlösung, so schnürt sich der anfangs vollkommen gleichmässig matte Inhalt in eine Mehrzahl ungleicher, stark glänzender Theile durch.“

Es ist aber festzuhalten, dass es immerhin eine wichtige Errungenschaft für die Frage nach der Natur des Bacterienprotoplasten war, als Fischer nachwies, der Protoplast der Bacterien verhalte sich bei den plasmolytischen Versuchen nicht anders als der der höheren Pflanzen, dass er also mit diesem ähnlich gebaut sein könne.

Die erste genaue Beschreibung der Vacuolen einer Bacterienspecies lieferte Migula (1894, S. 134). Er untersuchte Bacillus oxalaticus, eine Form, deren Stäbchen bis 4 μ dick und bis 30 μ lang sein können, also mit Astasia verglichen äusserst gross waren. In den jungen Schwärmern dieser Art findet Migula keine Vacuole; beobachtet er jedoch ihre Weiterentwickelung, so sieht er, dass sich bald eine einfache Centralvacuole ausbildet. Bei weiterer Streckung erkennt er dann in der Mitte der Zelle eine Plasmabrücke, welche die centrale Vacuole in zwei Vacuolen theilt. Es treten ferner weitere Theilungen der Vacuole durch Plasmalamellen ein, so dass schliesslich (in dem von Migula abgebildeten Objecte) fünf gleichgrosse Vacuolen hinter einander liegen. Jetzt bildet sich die erste Querwand in dem Stäb-

chen, indem von der relativ dicken, in der Abbildung deutlich hervortretenden Membran aus ein Membranring in eine der Plasmalamellen hineinwächst und zuletzt in der Mitte zur geschlossenen Membran zusammenschliesst. Nachdem noch mehrere Zellwände entstanden sind, zerfällt das nun mehrzellige Stäbchen in zwei neue Stäbchen. Näheres über dieser Zerfall theilt Migula nicht mit.

In neuester Zeit hat sich Fischer wieder mit den Vacuolen der Bacterien beschäftigt. Den Bau des Protoplasten von Spirillum undula beschreibt er nach mit Osmiumsäure fixirten, mit Wasser ausgewaschenen, angetrockneten und mit Hämatoxylin gefärbten Objecten oder nach auf andere Weise gefärbten, vorher mit Jodalkohol gehärtetem, eingetrocknetem Materiale (1897, S. 104) folgendermaassen: „Der gleichmässig gefärbte Inhalt zeigte auf das schönste den Bau, den ich nach dem plasmolytischen Verhalten schon erschlossen hatte, d. h. einen plasmatischen Wandbelag und einen centralen Saftraum, der nun allerdings nicht ohne Unterbrechung das ganze Zellinnere durchsetzt, sondern gekammert ist. Durch das Zellinnere ziehen quer zur Längsachse der Zelle protoplasmatische Septen, so dass mehrere kleinere Vacuolen sich in der Längsachse an einander schliessen.“ In Figg. 72 und 71 stellt er diese Vacuolen dar. Ich möchte hierzu bemerken, dass die Methode des Antrocknens der Objecte keine zweckmässige ist und keine sicheren Schlüsse zulässt, schon deshalb nicht, weil wir nicht gewohnt sind, angetrocknete Pilzzellen und Phanerogamenzellen zu beobachten, mit welchen diese Präparate zweckmässigerweise allein verglichen werden können.

Meine Untersuchung der Vacuolen der Astasia haben mir den bestimmten Eindruck gemacht, als verhielten sich die Vacuolen dieses Spaltpilzes ganz so wie die Vacuolen in den gestreckten Zellen von Eumyceten. Sie liegen meist axil und sind von verschiedener Form und Zahl in einem Stäbchen, wie es aus den Figg. 12 *d, e, f* ohne Weiteres hervorgeht. Wie es scheint, ist der Inhalt der Vacuolen bei den Ascomyceten sehr substanzreich. Bei Hypomyces liess sich meist sehr viel Glycogen durch die Jodfärbung in den Vacuolen nachweisen und hie und da sogar mit Jod sich tiefbraun färbende Tropfen in denselben auffinden. So ist es zu erwarten, dass auch die Vacuolen der Bacterien oft concentrirte Lösungen von Reservestoffen enthalten, und die Erscheinung, dass sich die Vacuolen der eingetrockneten Bacterienzellen leicht, wenigstens in ihrer peripheren Partie, intensiver färben als das Cytoplasma, ist vielleicht theilweise hierauf zurückzuführen.

Als dem Zellkerne der höheren Pflanzen gleichwerthig sind schon sehr verschiedene Bestandtheile des Bacterienprotoplasten erklärt worden, ohne dass es bisher gelang, irgend einen anzuerkennenden Wahrscheinlichkeitsbeweis für diese Annahme zu erbringen.

1888 hat Schottelius (Bacteriol. Centralblatt Nr. 23) einen stabförmigen Körper, der in der Achse des Stäbchens hervortrat, beschrieben und angenommen, es könne dieses Gebilde vielleicht der Kern sein. Da er die Plasmabrücke, welche bei der Theilung entsteht, hell nennt, so hat er wahrscheinlich relativ hoch eingestellt und das „dunkle" Kernstäbchen ist dann wohl eine axile Vacuole gewesen.

Ernst (1889) hat vorzüglich durch folgende Behandlung der Bacterien schwarzblau gefärbte Körner von sehr verschiedener Form erhalten, die er für Kerne erklärt, welche sich später in Sporen verwandeln. „Das mit starker Löffler'scher Methylenblaulösung (30 ccm conc. alk. Methylenblaulösung, 200 ccm dest. Wasser, 100 ccm einer 0,01 proc. Kalilauge) beträufelte Deckglas wird über der Flamme hin und her bewegt bis leichte Dämpfe aufsteigen, dann in Wasser abgespült und in wässriger Bismarckbraunlösung nachgefärbt." Er benutzte ferner zur Färbung Hämatoxylin und Kernschwarz. Dass die gefärbten Körner Ernst's sehr verschiedener Natur sind, lässt sich bei kritischer Betrachtung der Abbildungen sicher erkennen. Dass die sich „theilenden Kerne" (S. 483) in Figg. 5 und 8 auf Tafel VI, biskuitförmige Massen, welche breiter sind als das Bacterienstäbchen, nichts mit meinen Kernen zu thun haben, leuchtet ohne Weiteres ein. Es scheinen völlige Kunstprodukte zu sein. Andere Punkte (z. B. Fig. 16 Tafel V) sind vielleicht gefärbte Vacuolen, andere wieder (z. B. Fig. 17 Tafel V) gefärbte Plasmareste im Absterben begriffener Stäbchen. Wenige davon sind vielleicht junge Sporen (einzelne Punkte in Fig. 13 Tafel V). Ob durch diese Methode hie und da Kerne sichtbar werden, weiss ich nach Ernst's Angaben nicht zu beurtheilen; ich habe keinen blauschwarzen Punkt in den Abbildungen von Ernst entdecken können, der mit einiger Wahrscheinlichkeit als von einem Kern herrührend angesprochen werden könnte. Ich mache übrigens noch auf das Referat von E. Zacharias (Bot. Zeitung 1889 S. 315) aufmerksam.

Bütschli (1890) theilte im Jahre 1890 mit, dass die Bacterien, wie die Cyanophyceen, einen „Centralkörper" besässen, welcher die Hauptmasse der Bacterien ausmache, axil läge, sich mit Hämatoxylin roth färbende Chromatinkörnchen enthalte (S. 36) und von einem

mehr oder weniger dünnen Plasmabelege (S. 21) umgeben sei, und dass dieser Centralkörper als Zellkern aufzufassen sei. S. 22 sagt er, dass bei gewöhnlichen Bacterien nur noch an den beiden Enden Cytoplasma vorhanden sei oder überhaupt solches nicht mehr deutlich unterschieden werden könne. Ihr Organismus reducire sich also im Wesentlichen auf den Zellkern und die wohl überall vorhandene Membran. In seiner 1896 erschienenen Schrift steht Bütschli noch auf demselben Standpunkte. Er sagt S. 74: „Diese beiden scharf feststellbaren Punkte scheinen mir keine andere Deutung, als die von mir 1890 gezogene, zuzulassen, dass die Körpersubstanz der einfachen Bacterien dem Centralkörper oder Kern der höheren entspricht und dass wir daher eine Rinde oder ein Plasma höchstens in der Membran und den Geisseln, insofern beide vorhanden sind, suchen können, dass also das Plasma hier jedenfalls nur minimal ausgebildet ist."

Bütschli's Kern ist der ganze Protoplast der Bacterien. Was die Rindenschicht oder das Cytoplasma, welches Bütschli ausser Membran und Geisseln noch beobachtete, in Wirklichkeit war, habe ich nicht untersucht. Fischer (1897) erklärt es als leere, durch Contraction des Protoplasten entstandene Stellen und wird damit wohl recht haben. Auch Frenzel's (1892) Figuren 1—5 auf Tafel XIV lassen deutlich erkennen, dass dessen „Centralkörper" durch Plasmolyse entstanden ist, das vermeintliche Plasma aus leeren Stellen zwischen Protoplast und Membran besteht. Die „Chromatinkörner der Zellkerne" Bütschli's scheinen mir ergastische Gebilde (Meyer 1896, S. 212) zu sein.

Wahrlich (1890—91) erklärte den ganzen Inhalt der Bacterienzelle für einen Kern und kommt auf Grund der F. Schwarz'schen Reactionen zu dem Schlusse, dass die Körner aus „Chromatin", das übrige aus „Linin" bestehe.

Zukal (1892), der in den Phycochromaceen Zellkerne nachweist, erklärt die „rothen Körnchen" Bütschli's für identisch mit seinen Zellkernen der Spaltalgen (S. 322), hält die Untersuchungen von Ernst für maassgebend und überträgt seine Anschauungen von den Cyanophyceenkernen direct auf die Bacterien. Genauere Angaben über Untersuchungen der Bacterien macht er nicht. Dass alle rothen Körner Bütschli's Zellkerne seien, ist schon wegen der höchst verschiedenen Grösse derselben in einer Zelle (z. B. Bütschli 1896, Tafel III Fig. 21) nicht wahrscheinlich und ich will schon hier betonen, dass gar kein Grund für die Annahme einer

Verwandtschaft zwischen Spaltalgen und Spaltpilzen vorliegt, so dass, selbst wenn die Angaben Zukal's über die Spaltalgen richtig wären, die Uebertragung der bei den Spaltalgen gewonnenen Erfahrungen auf die Bacterien nicht ohne Weiteres zulässig erscheint.

Sjölring's (1892) Angaben und Abbildungen sind mir gänzlich unverständlich, und merkwürdige Kunstprodukte sind die von Trambusti und Galeotti (1892) mit schwach alkoholischer Safraninlösung erhaltenen Bilder, die mir wesentlich durch Membranfärbungen zu Stande gekommen zu sein scheinen und mit Kerntheilungen sicher nichts zu thun haben.

Was Ilkewicz (1894) bei seiner Osmiumsäurefärbung in angetrockneten Sporen sieht und als Kern erklärt, ist wahrscheinlich nur der zusammengeschrumpfte Protoplast der Spore, und was Löwit (1896) für den Kern hält, ist der Protoplast, theilweise mit, theilweise ohne Membran. Löwit erklärt in einzelnen Fällen die Gallerthülle, in anderen angetrocknete Nährsubstratmassen, die sich um die Individuen anhäuften, für das Cytoplasma der Bacterien.

Fischer (1897, S. 126) sagt am Schlusse seiner letzten Arbeit über die Bacterien: „Der Inhalt der Bacterienzelle gliedert sich in einen protoplasmatischen Wandbeleg und einen Zellsaftraum, der bei gestreckter Form durch protoplasmatische Septen gekammert ist. Ein Zellkern ist mit den jetzigen Methoden nicht nachzuweisen (S. 115). Die stärker färbbaren Körnchen sind weder Zellkerne, noch Chromatinkörnchen, sondern wahrscheinlich Reservestoffe (S. 116)." Ferner (S. 115): „Die stärker färbbaren Granula dieses Bacterienprotoplasten machen, wenn sie einzeln in jeder Zelle sich finden, durchaus den Eindruck von Zellkernen [Fig. 25 Tafel I [1]), Fig. 73 [2]) und einiger Individuen der Figg. 77 [3]) und 78 [4]) Tafel III], sowohl in ihrem Grössenverhältniss zur ganzen Zelle, als auch oft in ihrer Lage (z. B. Figg. 73, 75 *a* Tafel III). Dagegen fällt jede Aehnlichkeit mit Kernen weg, sobald mehrere solcher Körnchen sich finden, was bei Cholera (Fig. 78) und Typhus (Fig. 77), bei Cladothrix (Fig. 74), Milzbrand und Vibrionen (Fig. 25) sehr oft, bei Schwefelbacterien (Figg. 67, 68) regelmässig vorkommt. Hier würde nur zweierlei anzunehmen sein. Entweder alle die gleichartig sich färbenden Körner sind gleichwerthig, was durchaus nicht nothwendig ist, und sind ent-

1) Grosser Vibrio aus Sumpfwasser, Jodalk., Delaf. Hämatoxylin.
2) Cladothrix dichotoma, Jodalkohol, unverd. Delaf. Hämatoxylin, 2 Minuten.
3) Typhusbacillen, Jodalkohol, 0,1 Methylenblau, 10 Secunden.
4) Choleravibrio, Jodalkohol, 0,1 Methylenblau, 15 Secunden.

weder alle Kerne oder alle keine Kerne. Aus der ersten Annahme folgte, dass eine Zelle bald ein-, bald vielkernig sein kann, wofür bisher kein Beispiel vorliegt. Im anderen Falle liesse sich die Natur der Körner nicht näher bestimmen. Oder man müsste annehmen, dass unter den sich gleichfärbenden zahlreichen Körnern einer Zelle das eine nur der Zellkern sei. Hier würde dann einstweilen die weitere Unterscheidung aufhören, da andere Anhaltspunkte sich nicht ergeben. Denn in sich theilenden Spirillen (Fig. 72) waren keine Beziehungen dieser Körnchen zum Theilungsvorgang aufzudecken. Für vielkernige Zellen wäre das ja auch nicht nöthig, für einkernige aber doch sehr wahrscheinlich.

Meiner Ansicht nach fehlt es durchaus an jedem guten Grunde, diese Körnchen, auch wenn sie nur einzeln vorkommen, als Zellkern zu deuten. Dennoch glaube ich, dass es Manchem schwer fallen wird, meiner Ansicht sich anzuschliessen. Bilder, wie Fig. 73, Fig. 75 und Fig. 77 *a*, werden dafür, dass die Bacterien einen Kern enthalten, vielleicht beweiskräftig genug erscheinen.

Wer solche Schlüsse zu ziehen beabsichtigt, wird aber erst noch durch eingehende Culturversuche den Beweis zu erbringen haben, dass die Körnchen nicht bloss Reservestoffe, für die ich sie halte, sind.“

Also selbst Fischer hat in seiner sorgfältigen und methodisch die meisten anderen Arbeiten weit überragenden Arbeit, welche erschien, nachdem ich die Kernfrage schon für mich entschieden hatte, Kerne nicht nachweisen können.

Ich selbst habe, weil ich annehmen musste und sah, dass Wasserbacterien meist mehr leicht färbbare Reservestoffe enthielten als solche Bacterien, die in Nährlösung schwimmen, für die Entscheidung der Kernfrage keine Wasserform gewählt, sondern eine möglichst körnchenfreie, in Nährlösung cultivirbare Form. Da die Kerne der Pilze oft während des Sporenbildungsprocesses besonders gross und deutlich hervortreten, habe ich zuerst nach einem kernartigen Gebilde in den sporenbildenden Stäbchen gesucht und bei Astasia schon ohne Färbung ein solches Gebilde leicht (Figg. 43 *a—f*) beobachten können. Die Färbbarkeit mit bestimmten Farbstoffen ist sicher kein Reagens auf Kerne; es gibt keine „Kernfarbstoffe“; aber es ist eine Eigenschaft der Kerne, manche Farbstoffe, die auch alle anderen Theile des Protoplasten färben, relativ leicht aufzunehmen und relativ stark festzuhalten. Die Kerne der Pilze nehmen nun Jod und Rutheniumroth relativ leicht auf, wenn man letztere auf die

lebenden Zellen einwirken lässt, und so ist es auch von Bedeutung für die Frage nach der Kernnatur des in den lebenden Sporenstäbchen sichtbaren Körnchens, dass es sich gegen diese Reagentien wie die Pilzkerne (Figg. 17 und 18) verhielt. Mittels der Jod- und Ruthenium methode gelang es mir nun, wie ich zeigte, den in der Spore vorkommenden kernartigen Gebilden ganz ähnliche auch in den Ruhestäbchen und Schwärmern zu sehen, und da ich fand, dass ihre Zahl und Vertheilung in den normalen und anormalen Fällen so war, wie sie für Zellkerne erwartet werden durfte, so glaube ich, dass damit der Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür geliefert ist, dass diese Gebilde Zellkerne sind.

Das Grössenverhältniss zwischen diesen Zellkernen und den Bacterienzellen ist ungefähr gleich dem, welches bei den Pilzhyphen vorliegt (Fig. 28 und Fig. 17), und der Kern deshalb so klein, dass es mit den jetzigen Hilfsmitteln wohl nicht möglich sein wird, feinere Strukturen in ihm zu erkennen und ihn im Zustand der Theilung sicher aufzufinden.

Ich benutzte gerade die Färbung mit Ruthenium roth und mit Jod zum Aufsuchen der Kerne in den Schwärmestäbchen und Ruhestäbchen deshalb, weil sie erlauben, die Bacterienkerne in frischem Zustande zu färben, und dieses vortheilhaft ist, da beim Eintrocknen Schrumpfung der Zellen eintritt, ferner deshalb, weil sie unter Umständen ergastische Gebilde recht schwach färben. Ich bin jedoch durchaus der Meinung, dass sich die Kerne der Bacterien in gut gehärteten Präparaten mit gewöhnlichen Kernfärbemitteln färben lassen. Bei Fischer (1897) findet sich auf Tafel III (Fig. 76) ein Bild von jungen Sporenstäbchen des Bacillus Anthracis; die Stäbchen sind mit Jodalkohol fixirt und zwei Minuten mit unverdünntem Delafield-schen Hämatoxylin gefärbt, und man erkennt darin die junge Sporenanlage mit ihrer von Plasmafäden durchzogenen Vacuole und in der dichten peripheren Plasmamasse derselben ein röthlich gefärbtes Korn. Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, dass dieses Korn der Zellkern ist, ebenso könnten dieselben Gebilde in Fig. 75 vielleicht gefärbte Zellkerne sein.

So können wir also jetzt mit Gewissheit sagen, dass die Bacterien einen Protoplasten besitzen, welcher in seiner Morphologie dem Protoplasten der septirten Hyphenzellen der Eumyceten sehr ähnlich ist.

Damit fällt die Annahme, dass die Bacterien einen noch undifferenzirten Protoplasten (Archiplasten) besässen, die von verschiedenen Forschern (z. B. Nadson, Mitrophanow) gemacht

wurde, ebenso wie die Behauptung Bütschli's (1896) und Zettnow's (1897), dass diese Organismen der Hauptmasse nach aus Kernsubstanz und nur aus einem Minimum von Protoplasma beständen, sowie der auf diese Ansichten gestützte Schluss über den Bau der „ursprünglichsten Organismen“ (Bütschli 1896, S. 76).

Mit dem Schwinden der Anhaltspunkte für die Existenz kernloser Organismen findet eine Meinung, die ich mir schon aus anderen Gründen gebildet habe, die, dass für die Entwickelung der Lebenserscheinungen ein System von mindestens zwei grösseren, von einander verschiedenen, gegen einander abgeschlossenen Massen, Organen, **nöthig** sei, welche mit einander in Wechselwirkung treten können, dass ein in sich abgeschlossenes moleculares System überhaupt nicht fähig ist, die Reactionen zu zeigen, welche wir Leben nennen, mehr und mehr Stütze.

3. Die Plasmaverbindungen der Bacterien.

Plasmaverbindungen waren bisher bei den „eigentlichen“ Bacterien nicht nachgewiesen. Es liegen aber thatsächlich hier dieselben Verhältnisse vor wie bei den Eumyceten. Dort wie bei den Bacterien findet die Bildung der Querwände der Zellfäden succedan, die erste Anlage der Zellwand in Ringform statt, so dass selbstverständlich während des Wachsthums der Zellwand eine protoplasmatische Verbindung zwischen den Einzelzellen besteht; bei den Eumyceten bleibt diese Verbindung zwischen den Hyphen erhalten, denn die Querwände der Hyphen schliessen sich niemals völlig. Das Letztere scheint aber nun auch bei den Bacterien der Fall zu sein, da, wo sich bei ihnen kurze oder längere Zellfäden finden.

Was meines Wissens bisher über diese Dinge bekannt war, will ich erwähnen. Alfred Koch (1888, S. 317) sagt:

„Wenn man nun aber jugendliche Fäden des Bacillus tumescens am Deckglase antrocknen lässt, mit Methylenblau färbt und in Canadabalsam legt, so sieht man die Zwischenräume zwischen den Fadenstücken ungefärbt bleiben, dagegen erscheint aber im Centrum jedes Zwischenraumes von einem blau gefärbten Fadenstück zum andern verlaufend eine sehr feine blaue Linie. Es fehlt zur Zeit jeder Anhalt zur Entscheidung darüber, was diese Linie vorstellt, ob dieselbe vielleicht eine Protoplasmaverbindung zwischen benachbarten Fadenstücken darstellt oder dem Zusammentrocknen der gequollenen Zellquerwand infolge der Präparation ihr Dasein verdankt.“

Auch ich weiss nicht zu sagen, ob Koch Plasmaverbindungen oder Schleimfäden unter den Augen hatte; beides ist möglich. Migula (1894) beschreibt den Vorgang der Theilung der Zellen, aber er zeichnet in Fig. 12 der Tafel II die Membran zuletzt völlig geschlossen, und wie ich in seinem eben erschienenen Buche (1897, S. 83) finde, meint er auch, dass die Membranringe zuletzt zusammenschliessen. Bütschli (1890) gibt ein Bild für Cladothrix dichotoma (Fig. 11), welches zeigt, dass die Zellen in Einschnürung begriffen sind. Er sagt darüber nichts, bemerkt aber auf S. 24 von anderen Bacterien, die er mit Cladothrix vergleicht: „Diese Bacterien fanden sich entweder zu Zoogloën vereinigt oder bildeten Fadenzüge, in welcher die Einzelzellen in gewissem Abstand von einander ohne erkennbare Verbindung aufgereiht waren.“ Fischer (1897), welcher S. 111 mit Bezug auf Bütschli's Angaben sagt: „Aus der Abbildung ersieht man deutlich, dass durch den Alkohol der Inhalt schwach contrahirt war, weshalb auch die durch die Querwände gehenden protoplasmatischen Verbindungen der Glieder sichtbar wurden“, und ferner: „Da Jodalkohol zuweilen doch auch noch schwache Contractionen hervorruft, so sieht man nicht selten auch die protoplasmatischen Fäden zwischen den Nachbargliedern“ —, also deren Plasmaverbindungen ebenfalls gesehen hat, legt so wenig Werth auf diese Thatsache, dass er die Fäden nicht in seiner Abbildung auf Tafel III Fig. 73 und 74 widergibt. Für mich hatten die feinen Plasmafäden, welche ich oft lange Zeit zwischen den Schwärmern und Ruhestäbchen der Astasia bestehen bleiben sah, grosses Interesse, weil sie mir zeigten, dass bis in die Reihe der einfachsten Organismen hinein das von mir schon früher (1896, S. 212) erörterte Princip Geltung behält, dass das Cytoplasma der Zellen, die ein Euindividuum bilden, in Zusammenhang bleibt.

An grossen Wasserbacterien lässt es sich leichter als bei Astasia sehen, dass zwischen den Zellen von Zellfäden Plasmaverbindungen vorkommen. In Sumpfwasser, dem ich eine rohe Kartoffelscheibe zusetzte, stellten sich stets grosszellige Fäden ein, welche aus 12 bis 25 Zellen bestanden und vielleicht auch einer Cladothrix angehörten. Wurde zu einem mit Osmiumsäuredämpfen behandelten Präparate dieses Spaltpilzes Methylenblau zugesetzt, so färbten sich die Zellen nach einigen Stunden blau und die Plasmafäden traten so scharf hervor, wie es in Fig. 54 dargestellt ist; ebenso scharf sah man die Fäden, wenn man das eingetrocknete und in der Flamme fixirte Präparat mit Carbolfuchsin färbte. Die Membran nahm dabei die

Farbstoffe nicht auf; sie trat hervor, wenn ich zu den lebenden Zellfäden Jodjodkalium zufliessen liess und erschien dann so, wie es in Fig. 51 dargestellt ist, während Methylviolett eine äussere schleimige Zone der Membran zur Anschauung brachte (Fig. 52).

Es ist also danach zu erwarten, dass man überall da, wo man bei den Bacterien ruhende Zellfäden oder aus mehreren Zellen bestehende Schwärmer findet, auch Plasmaverbindungen wird nachweisen können; besonders leicht wird der Nachweis gelingen, wenn die Querwände gallertartig und damit schwer färbbar werden. Zoogloën, die aus getrennten Individuen bestehen, werden diese Plasmafäden nicht zeigen.

4. Die Sporenbildung.

Die Entwickelungsgeschichte der Bacteriensporen ist bisher nur für eine kleine Zahl von Arten, die sich seit 1889, wo Ludwig Klein sie in seiner Arbeit (S. 57—58) aufzählte, nur wenig vermehrt hat, studirt. Für einige der gut untersuchten Bacterien werden in der Beschreibung der Entwickelungsvorgänge der Sporen Dinge erwähnt, welche mit den Vorgängen, die ich für Astasia beschrieben habe, in Einklang stehen. Es will mir fast scheinen, als verhielte sich der Bacillus E von Peters (1889, S. 438) ganz ähnlich wie Astasia. Peters beschreibt den Vorgang der Sporenbildung für diesen Spaltpilz folgendermaassen: „Zunächst tritt nun die Gliederung im Stäbchen deutlich hervor, darauf erscheinen in dem Plasma feine Körnchen in grosser Zahl. Nun bemerkt man, einem Ende des Stäbchens genähert, eine Plasmabrücke, die sich von dem übrigen Inhalte des Stäbchens, ausgenommen den Körnchen, durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen unterscheidet, endlich erscheint an der Stelle dieser Plasmabrücke, zunächst noch schwach umschrieben, die Spore, und zwar sogleich in der endgültigen Grösse. In diesem Punkte scheint also Bacillus E von den bisher genauer beschriebenen, endosporen Bacterien verschieden zu sein, denn soweit überhaupt die Sporenbildung genauer beobachtet wurde, geben die Autoren stets an, dass zunächst ein kleineres, stark lichtbrechendes Körnchen auftritt, welches sich dann unter Vergrösserung zur Spore umbildete. Einen solchen Vorgang habe ich bei Bacillus E nicht entdecken können, vielmehr beobachtete ich stets das beschriebene Verhalten.

Vielleicht kommt der gleiche Sporenbildungsprocess auch bei den von Ludwig Klein (1889, S. 57) beschriebenen Wasserspaltpilzen Bacillus Solmsii, de Baryanus, Peroniella, limosum vor. Klein sagt:

„Für Bacillus Solmsii, die am genauesten untersuchte Form, sei die Sporenbildung zunächst beschrieben. Die verhältnissmässig langgestreckten Glieder dieses Bacillus schwellen gewöhnlich an der Stelle, wo sich die immer endständige Spore bilden soll, leicht an, die erste Andeutung der Spore ist dann darin zu sehen, dass das Plasma dieser Anschwellung, die stets in offener Communication mit dem übrigen Stäbchen bleibt, einen ganz leicht grünlichen Ton erhält (Fig. 4 *s*). Darauf contrahirt sich der gesammte Inhalt der angeschwollenen Stelle, sich von der Zellwand loslösend und immer mehr an Lichtbrechungsvermögen zunehmend, mehr und mehr bis zur definitiven Gestalt der bohnenförmigen Endospore, die aber erst später ihren starken Glanz und den ausgesprochenen bläulichgrünen Farbenton erhält. Ob während dieser Contraction noch eine weitere Ernährung der sich bildenden Sporen aus dem übrigen Plasma stattfindet oder nicht, vermag ich nicht mit Bestimmtheit zu sagen, doch halte ich sie nach den bei B. Peroniella gemachten Erfahrungen nicht für besonders wahrscheinlich, jedenfalls nicht für ausgiebig, und glaube, dass die Sonderung des Plasmas in einen sporenbildenden und einen dazu nicht verwendbaren Theil schon vor der Contraction der jungen Sporenanlage stattfindet, dagegen halte ich eine nachträgliche Ernährung der fertig contrahirten Spore für wahrscheinlich.“ — „Ein nicht unbeträchtlicher Theil des Zellplasmas bleibt bei der Sporenbildung stets in der Zelle zurück, was ohne Weiteres schon daraus hervorgeht, dass die Bacillen mit völlig reifen Sporen sich ebenso lebhaft bewegen wie die vegetativen Stäbchen; es ist darum auch selbstverständlich, dass dieses Plasma den cylindrischen Theil des Stäbchens gleichmässig erfüllt und nicht wie bei anderen Bacterien in Gestalt geformter Reste zurückbleibt.“

Ich möchte annehmen, dass Klein die ersten Stadien der Entwickelung der Sporen nicht gesehen hat, was bei der Kleinheit der Dinge und der 1889 noch nicht so weit gediehenen Ausbildung der Objective nicht zu verwundern ist, also auch die Betheiligung des Kernes an der Sporenbildung nicht erkennen konnte. Dann stimmen seine Angaben ganz mit meinen Beobachtungen an Astasia überein, die nun auch leicht begreiflich machen, dass der Wasserbacillus trotz der Sporenbildung sich lebhaft bewegen kann, da in den langen Zellen der Species doch wahrscheinlich immer noch ein Kern, also ein normaler Protoplast neben der Spore erhalten bleibt. Die Angabe von Klein, das ganze Plasma des angeschwollenen Stäbchentheils con-

trahire sich, ist wahrscheinlich unrichtig; es wird wohl ein dünner Plasmabelag zurückbleiben. Interessant für uns ist auch noch folgender Satz aus der Arbeit von Klein: „Ferner ist allen gemeinsam, dass die junge Spore sich in ihrem Lichtbrechungsvermögen noch nicht wesentlich von dem übrigen Plasma unterscheidet; sie ist meist erheblich grösser als die reife und erlangt erst durch Contraction ihre definitive Grösse, wobei es auffällt, dass sie zunächst viel weniger stark lichtbrechend ist, als die vollkommen reife Spore und auch die grünliche Farbe kaum zu erkennen ist. Dieses relativ geringe Lichtbrechungsvermögen der halbreifen Spore, die bereits die definitive Grösse erlangt hat, lässt es nun sehr wahrscheinlich erscheinen, dass auch hier eine weitere Ernährung derselben aus dem übrig gebliebenen Plasma einigermassen ähnlich wie bei den anderen endosporen Bacterien stattfindet, nur mit dem Unterschiede, dass dort diese Ernährung schon bei der ganz jungen und kleinen Spore beginnt, während sie hier erst bei der morphologisch vollkommen ausgebildeten Spore in Erscheinung tritt."

Erwähnen muss ich zuletzt auch die Angaben von Frenzel (1892) über seine sehr grossen Kaulquappenbacillen. Was Frenzel als „Sporenkern", als „kernartiges Körperchen ungefähr von dem Umfange der jungen Spore" (S. 227) bezeichnet und (Fig. 22 *b* und Figg. 10, 13, 14) abbildet, ist kein „Zellkern", sondern die junge Spore selbst, die auch hier anscheinend sehr schnell in Erscheinung tritt, denn sonst würde Frenzel auch kleinere Gebilde gefunden haben und nicht sagen, „dass er plötzlich da sei". Was Frenzel für eine Theilung dieses „Sporenkernes", der jungen Spore, durch Einschnürung erklärt (Figg. 17 und 12), ist wohl ein Kunstprodukt, wahrscheinlich eine plasmolytische Erscheinung oder Schrumpfung der Sporenanlage.

Der von mir für Astasia beschriebene Modus der Sporenentwickelung scheint schon nach dem eben Mitgetheilten nicht selten zu sein, denn von den etwa zehn genauer auf ihre Sporenbildung untersuchten Species würde ihn der vierte Theil zeigen. Da die Untersuchungen, welche den anderen Modus der Sporenbildung beschreiben, den wir noch zu erörtern haben, die älteren sind und vor Peters, unter dem Einflusse von de Bary's Beschreibung der Sporenbildung bei Megaterium entstanden, so ist für mich die Frage nicht unberechtigt, ob nicht die Entwickelung der Sporen in den nun zu erörternden Fällen im Wesentlichen der von mir für Astasia beschriebenen gleich ist.

de Bary (1883, S. 502) sagt über die Sporenentwickelung von Bac. Megaterium: „Der Beginn der Sporenbildung in einer Zelle wird angezeigt dadurch, dass, meist dicht an einer Endfläche, in dem Protoplasma ein kleiner, rundlicher, stark lichtbrechender Körper auftritt. Es sieht, um das wenige, was man erkennen kann, rein anschaulich zu beschreiben, zuerst aus, als ob eines der erwähnten stark lichtbrechenden Körnchen im Protoplasma etwas grösser geworden wäre. Besagter Körper nimmt nun zusehends an Volumen zu, während die ihn umgebende Protoplasmamasse successive schwindet. Nach wenigen Stunden ist er herangewachsen zu einem länglich cylindrischen Körper, der sich durch sein späteres Verhalten als Spore erweist.“ Diese Beschreibung des Vorganges ist nicht in Einklang mit meinen Beobachtungen zu bringen, dagegen schon eher die Angaben von Koch über Bacillus Carotarum (1888, S. 282): „Bald nachdem die Fäden ihre Längswachsthum eingestellt haben und die Zellen derselben aufgeschwollen sind, pflegen die letzteren in ihrem Innern Sporen zu bilden; als ersten Anfang dieses Processes constatirt man das Auftreten eines stärker als das umgebende Zellprotoplasma lichtbrechenden, zunächst aber durchaus nicht scharf umschriebenen Fleckens in den betreffenden Zellen. Derselbe nimmt dann weiterhin den Glanz und die scharfen Conturen der von anderen Bacterienformen beschriebenen Sporen an, um dann erst noch ziemlich beträchtlich sein Volumen zu vergrössern. Es muss hervorgehoben werden, dass in dem Protoplasma der Zellen von Bacillus Carotarum niemals weder in den jugendlichen Fäden noch zur Zeit der Sporenbildung Tröpfchen oder Körnchen bemerkt werden.“

Klein (1889, S. 313) beschreibt die Entwickelung der Sporen eines zufällig in Fleischextract-Traubenzuckerlösung gefundenen Spaltpilzes „Bacillus leptosporus Klein“ folgendermaassen: „Dieses Feinkörnigwerden des Stäbchenplasmas ist als erstes Zeichen der beginnenden Sporenbildung aufzufassen. Um $12^3/_4$ Uhr (Fig. 12) war die Bewegung vollständig sistirt, die Körnchen waren zum Theil etwas grösser geworden und die Granulirung trat deutlich hervor. In jeder einzelnen Zelle waren meist 1—3 nahezu in einer Reihe liegende, je nach Einstellung stark lichtbrechende oder dunkle Körnchen zu sehen; eine Sporeninitiale liess sich noch nirgends mit Sicherheit unterscheiden. Um 2 Uhr Nachts (Fig. 13; Nachts $1^3/_4$ Uhr. Die Sporeninitialen sind jetzt deutlich zu erkennen, die grösseren Körnchen sämmtlich verschwunden.) hatten sich die Körnchen etwas vermindert, dagegen war in jeder Zelle ein einziger grösserer, runder Körper,

der Anfang der Spore, deutlich zu sehen. Diese Sporeninitialen wuchsen sodann in kurzer Zeit unter Aufnahme des gesammten Inhaltes der Zelle zu den — Endosporen heran —. Schon — Morgens 4 Uhr (Fig. 14) — waren einzelne fertig.“ Ich möchte fast glauben, dass die in der Reihe liegenden dunklen Körnchen (Fig. 12) Zellkerne und die um 2 Uhr Nachts (Fig. 13) abgebildeten Körper die wie bei Astasia entstandenen membranlosen Sporen waren. Es spricht mir dafür auch die schnelle Fertigstellung der Sporen von 2—4 Uhr. Allerdings würden dann trotzdem, wenn die Abbildung der Körner in Fig. 13 absolut richtig ist, was bei der Kleinheit der Objecte und der Schwierigkeit der Zeichnung der Objecte bei Lampenlicht kaum zu erwarten ist, die Sporenstäbchen nach ihrer Abgliederung, vor der Ausbildung ihrer die Sporen ebenfalls vergrössernden Membran, noch etwas wachsen müssen.

Wenn Zopf (1885, S. 82) für Bacillus tumescens angibt: „Die Sporenbildung kommt in der Weise zu stande, dass die Körnchen durch Zusammenfliessen grösser werden und schliesslich zu einem einzigen, stark lichtbrechenden sich vereinigen“, so beruht das doch wohl auf unzureichender Beobachtung und Verwechslung von Reservestoffkugeln und Sporen. Auch Bunge (1895) und Zettnow (1897, S. 84) behaupten ähnliches, meiner Ansicht nach falsches. Ich habe, um selbst den Vorgang der Sporenbildung bei einem Spaltpilze zu beobachten, für den die de Bary'sche Beschreibung gelten soll, Bacterium tumescens genauer beobachtet. Das Material für diese Untersuchung hat mir in liebenswürdiger Weise Alfred Koch gezüchtet, so dass ich auch sicher bin, die richtige Form untersucht zu haben. Von Bacillus tumescens Zopf. sagt Koch (1888, Sep. S. 12): „In den beschriebenen Zellen kommt es nun weiterhin zu mehr oder minder regelmässiger Sporenbildung, die in der Weise vor sich geht, wie sie de Bary für B. Megaterium angibt.“

Das Cytoplasma der in Sporenbildung übergehenden Zellen von Bacillus tumescens enthält grössere und kleinere Körnchen, welche stark lichtbrechend sind, in ziemlicher Anzahl. In jeder Zelle lässt sich bei zweckmässiger Behandlung der lebenden Zellen mit ganz verdünnter Methylenblaulösung normaler Weise ein einziger kleiner Körper nachweisen, der wohl der Kern sein wird. Man braucht nur zu einer Kleinigkeit der in ein Tröpfchen Wasser gebrachten, 20 Stunden alten, auf Agar erzogenen Colonie eine Spur Methylenblaulösung seitlich zuzusetzen und die ganz verdünnte Lösung einige Zeit einwirken zu lassen; es färbt sich dann in der lebenden Zelle zuerst dieses kern-

artige Gebilde, dann langsam das Cytoplasma, während die zahlreichen ergastischen Einschlüsse der Zellen ungefärbt bleiben. Wenn die Sporenbildung beginnen soll, so hellt sich die eine Hälfte des Cytoplasmas eines Sporangiums völlig auf, wird körnchenfrei, während die andere Hälfte körnchenreich bleibt. Aus dem bald etwas stärker lichtbrechend werdenden fertilen Cytoplasma des Sporangiums, in welchem man einen Kern nachweisen kann, gliedert sich die Spore unter Entstehung einer zarten Grenzlinie sogleich in ihrer definitiven Grösse ab, stets homogenes Plasma neben sich lassend. Die Sporenanlage wird dann stärker lichtbrechend und hebt sich so schärfer von dem umgebenden Cytoplasma ab, in welchem nun auch wieder ergastische Körnchen auftreten. Später umgibt sich die Spore mit Membran.

Also auch hier, bei Bacterium tumescens, findet die Sporenbildung nach demselben Modus statt wie bei Astasia, und so darf ich wohl nach allem Mitgetheilten den Schluss wagen, dass bei den Bacteriaceen die Entwickelungsgeschichte der Sporen im Sporangium in allen Fällen der Entwickelungsgeschichte der Sporen von Astasia und tumescens und so auch im Allgemeinen der Sporenentwickelungsgeschichte der Ascomyceten gleicht.

5. Systematisches.

Die Frage, welchen der jetzt noch lebenden Organismen die Spaltpilze am ähnlichsten seien und welchen sie verwandtschaftlich am nächsten stehen, ist schon oft berührt worden.

Cohn (1875) sagt über die Verwandtschaftsbeziehungen folgendes: „Ich kann in Bezug auf diese Frage nur wenig den Schlussfolgerungen zufügen, welche ich schon im Jahre 1853 zuerst ausgesprochen habe (Nova Act.): „Die Bacterien scheinen alle ins Pflanzenreich zu gehören, weil sie eine unmittelbare und nahe Verwandtschaft mit offenbaren Algen bekunden.“ Und ferner: „Die meisten Schriftsteller, welche die Bacterien zu den Pflanzen rechnen, bezeichnen sie als Pilze. Das ist richtig, wenn man unter Pilzen eben alle Zellenpflanzen oder Thallophyten zusammenfasst, welche des Chlorophylls oder eines äquivalenten Farbstoffs entbehren und keine Kohlensäure assimiliren. Zu den typischen Pilzen jedoch, welche ein fädiges Mycel entwickeln und sich entweder durch Basidiosporen oder Ascosporen fortpflanzen, haben die Bacterien keine Beziehungen. Dagegen sttimmen sie in ihrem gasammten morphologischen und entwickelungsgeschichtlichen Verhalten mit den Phycochromaceen überein, deren Zellen Phycochrom enthalten. Die Phycochromaceen

unterscheiden sich von den Bacterien nur dadurch, dass sie Kohlensäure assimiliren."

An Cohn schliesst sich Zopf vollständig an, wenn er (1885) sagt: „Die neuesten Untersuchungen an Spaltpilzen und Spaltalgen haben zu dem wichtigen Resultat geführt, dass beide Thallophytengruppen in ihrem gesammten Entwickelungsgange sowohl, als in der Morphologie der einzelnen Entwickelungsstadien eine ausserordentlich nahe Verwandtschaft zeigen, die eine Vereinigung beider Gruppen zu einer einzigen grossen Familie, der Familie der Spaltpflanzen, nicht bloss ermöglicht, sondern sogar als unabweisliche Forderung hinstellt. (Vgl. meine „Morphologie der Spaltpflanzen" Leipzig 1882, wo man die wesentlichen Züge der Affinität beider Gruppen gezeichnet findet, und Cohn, Beitr.)"

Wie Bütschli (1883—87, S. 808) über diese Fragen dachte, geht zuerst aus folgendem Satze hervor: „Nun dürfte es wohl keiner Frage unterliegen, dass dieselben mit denjenigen pflanzlichen Organismen, welche als die typischen Abtheilungen der im Ganzen ja überhaupt noch wenig natürlichen Gruppe der Pilze zu betrachten sind, keine näheren Verwandtschaftsverhältnisse besitzen, im Gegentheil sind die Botaniker geneigt, sie einer Algengruppe, der sog. Schizosporeae näher anzuschliessen, d. h. etwa als die saprophytisch lebende Parallelgruppe dieser Spaltalgen zu betrachten und, wie ich glaube, mit Recht. Dennoch lässt eine Betrachtung der Organisation und Entwickelungsverhältnisse der einfacheren Schizomyceten kaum verkennen, dass auch zu den einfacheren Flagellaten Beziehungen existiren, die sich hauptsächlich daraus ergeben, dass zahlreiche dieser Spaltpilze in ihrem Entwickelungsgang Schwärmzustände besitzen, welche sich durch den Besitz einer bis zahlreicher Geisseln den Flagellaten nähern. Wir haben volles Recht, das Auftreten solcher Schwärmzustände bei den grünen Algen im Allgemeinen auf ihre Abstammung von flagellatenartigen Organismen zurückzuführen, und wir dürfen daher auch eine Ausdehnung derselben Anschauungsweise auf die Schizomyceten nicht als unnatürlich betrachten." Er zieht dann ferner als für die Flagellatennatur der Spaltpilze sprechende Momente die Thatsachen herbei, dass sich die Schwärmer mancher Species während der Bewegung theilen und Sporen bilden können und die Ansicht, dass „die Schwärmzustände gewöhnlich als den nichtschwärmenden ziemlich gleichberechtigte Phasen in der Lebensgeschichte des Organismus aufzufassen" sind. Er weist darauf hin, dass sich bei den Flagellaten häufig eine Tendenz zur schraubigen Aufrollung bemerk-

bar macht, die bei den Spaltpilzen charakteristisch hervortritt, und meint, dass die endogene Sporenbildung wohl mit den endogen entstehenden Dauerzuständen von Monas (Spumella) und Chromulina homologisirt werden könnten.

Schliesslich sagt er (S. 803): „Ein Festhalten der Beziehung der Schizomyceten zu den Flagellaten schliesst nun aber keineswegs aus, dass deren Zusammenhang mit den Schizosporeen unter den Algen ein recht inniger ist. Vielmehr scheint mir dies nur darauf hinzuweisen, dass auch diese Schizosporeae, obgleich in ihrer Lebensgeschichte, soweit dies bis jetzt bekannt ist, der flagellatenartige Schwärmzustand fehlt, dennoch in ähnlichen Beziehungen zu den Flagellaten stehen wie die übrigen einzelligen Algen."

de Bary (1884, S. 315) gibt ein sehr vorsichtiges Urtheil ab, welches sich jedoch an das von Bütschli wesentlich anschliesst. Er sagt, die endosporen Spaltpilze zeigten Anklänge an die Flagellaten, da sie sich z. B. in der Cystenbildung analog verhielten wie diese, „insofern hier die Spore ebenfalls einzeln im Innern des Protoplasmakörpers der Zelle, aus einem Theil dieser entsteht". Er exemplificirt besonders auf die Spumella- und Chromulina-Arten und sagt weiter ausdrücklich: „In dieser zunächst nur analogen Erscheinung auch die Andeutung einer Homologie wenigstens zu vermuthen, dafür ist in den bekannten Erscheinungen kein Grund vorhanden." Er lässt ferner auch die Frage offen, ob die arthrosporen Bacterien sich an endospore verwandtschaftlich nahe anschliessen und betont, dass die arthrosporen Formen mit den Schizophyceen unverkennbar nahe Verwandtschaftsbeziehungen zeigen.

Bezüglich der Stellung der Spaltpilze zu den Pilzen sagt de Bary folgendes: „Was die Stellung der Schizomyceten im System betrifft, so geht aus den mitgetheilten Thatsachen zunächst hervor, dass sie, ihrem Entwickelungsgang nach, zu den Pilzen nähere Verwandtschaftsbeziehungen nicht haben. Die Angaben, wonach sie Abkömmlinge von Pilzen sein sollten, widersprechen allen zuverlässigen Beobachtungen (vgl. Cohn, Beitr. II, S. 188) so sehr, dass auf sie hier nicht näher eingegangen zu werden braucht." Klein (1889, S. 66) schliesst sich an Bütschli und de Bary an.

Fischer (1897, S. 122) erklärt sich auch für die Verwandtschaft der Bacterien und Flagellaten, sagt aber: „Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Schwefelbacterien und aller übrigen Bacterien zu den Cyanophyceen sind nur sehr lockere, äusserlich morphologische."

Brefeld (1889, S. 61) bemerkt über die Bacterien folgendes: „Dass weiterhin die Zergliederung bei grösseren Formen von Spaltpilzen, Bacillen etc. mit denen der Oidien grosse Aehnlichkeit haben, mag nur angedeutet sein. Die Aehnlichkeit wird dann noch grösser, wenn die Zergliederung in Stäbchen hinausgeschoben wird, wie es bei Bacillen nicht selten geschieht. Auch die Sporenbildung stört hier nicht, denn diese kommt in ähnlicher Art bei den gleich zu betrachtenden Formen von Nyctalis[1]) als Chlamydosporenbildung Tafel V und VI dieses Heftes ebenso vor. Es fehlen nur die verzweigten Fäden, die durch Spitzenwachsthum wachsen. Ich begnüge mich mit diesen Andeutungen, ohne irgend etwas Weiteres über die Spaltpilze aussagen zu wollen, füge aber hinzu, dass in den bisher bekannten Daten noch kein sicherer Beweis für ihre Selbständigkeit als Pilzform gegeben ist, und dass es nicht wunderbar erscheinen dürfte, wenn mal nachgewiesen wird, dass auch sie nur Entwickelungsglieder von höheren Pilzformen sind, die sich in eigenartiger Formgestaltung frei abgelöst haben."

An Brefeld schliesst sich Johan-Olsen (1897, S. 279) in seiner eben erschienenen Abhandlung an, indem er sagt: „Meine Ansicht geht dahin, dass wir mit Brefeld behaupten können, dass unsere Kenntniss der Bacterien zu gering ist, um irgend ein System zu bilden, dass sie vielmehr nur eine Reihe von Morphen sind, wovon einige jedenfalls als Morphen von bekannten Mycelpilzen gerechnet werden können. Wir können ihnen keine andere Sonderstellung einräumen, als unter den „unvollständig bekannten Pilzen". Die Bildung der Bacterien entspricht der für diese Pilze gewöhnlichen Oidien, Chlamydosporen und Ascosporen." Und: „Wie gesagt, die Theilung bei den Bacterien ist nur eine Oidientheilung. Der andere Bildungsmodus, den wir bei den Bacterien gefunden haben, ist die sog. endogene Sporenbildung. Diese hat Brefeld für vollständig identisch mit der bei nahezu allen Pilzarten vorkommenden Chlamydosporenbildung erklärt. Dieser Fructificationsmodus ist, wie bekannt, durch das ganze Reich der Pilze repräsentirt. Man findet ihn bei den Mucorineae, wo es sich zeigt, dass er im Grunde identisch mit Oidiumbildung ist. Er ist, wie gesagt, am einfachsten noch bei den Uredineae und bei einzelnen Basidiomyceten, wie Nyctalis und Fistulina. Bei einzelnen Ptychogaster-Arten[2]) steht er auf demselben Standpunkte wie bei den Bacterien.

---

1) (einem Basidiomyceten).

2) Ptychogaster ist die Chlamydosporenfructification von Oligoporus, einer mit Polyporus nahe verwandten Gattung.

Die Sporenbildung einzelner Bacterien kommt jedoch der Ascosporenbildung, z. B. Bac. erythrosporus J.-O., am nächsten. Bei den meisten ist sie einzig und allein Chlamydosporenbildung. Ich will nicht näher auf die Frage eingehen, obwohl die Ascosporenbildung bei vielen Saccharomyceten auch nur als Chlamydosporenbildung aufzufassen ist.“ Johan-Olsen beschreibt dann kurz das Dematium casei, an dessen Einheitlichkeit ich vorläufig noch zweifeln möchte und sagt am Schluss: „Die Untersuchungen über diesen Pilz werden weiter fortgesetzt, und ich hoffe, dass es mir glücken wird, ihn in einer wirklichen Fruchtform unterzubringen, entweder von Protobasidiomycetes oder Protoascomycetes.“

Sucht man sich in dieser Mannigfaltigkeit von Aussprüchen etwas zurecht zu finden und die Ansicht von Johan-Olsen herauszuschälen, so könnte man wohl sagen, er meint, 1. dass die Bacterien zu den Fungi imperfecti zu stellen seien; 2. dass ihre bekannten Entwickelungsstadien entweder zu mit den Basidiomyceten oder Ascomyceten näher verwandten Pilzen gehören könnten; 3. dass die Endosporen der Bacterien meist mit den Chlamydosporen (z. B. denen der Ptychogasten-Arten) identisch seien, dass die einzelner Bacterien der Ascosporen am nächsten kämen.

Nach diesem historischen Ueberblicke über Meinungen, welche über die Stellung der Bacterien im Organismenreiche ausgesprochen worden sind, will ich mittheilen, welche Analogien mir infolge meiner Untersuchungen von Astasia und verwandten Formen aufgefallen sind. Zuerst muss ich dabei hervorheben, dass auch ich wie andere bezweifle, dass alle die Gattungen, welche z. B. Migula (1897, S. 46) unter „Bacteria“ zusammenstellt, in naher Verwandtschaft zu einander stehen und dass deshalb alles, was ich über die Stellung von Astasia sagen werde, wohl ohne Weiteres nur auf die Bacteriaceae Migulas ausgedehnt werden kann.

Die grösste Aehnlichkeit scheint mir Astasia mit den Ascomyceten zu zeigen. In der That gleicht ja, wie meine Darstellung zeigt, die Entwickelung der Sporen in den Ruhestäbchen völlig der Endosporenbildung bei den Ascomyceten. Das sporenbildende Stäbchen kann mit Recht ein normaler Weise einsporiges, selten zweisporiges Sporangium genannt werden. Es ist bei den endosporen Bacterien ja ganz allgemein normaler Weise ein einsporiger Ascus, wie wir ihn z. B. bei Pertusaria ocellata unter den Ascomyceten auch kennen, vorhanden. Der Zerfall von Mycelfäden der in Nährlösungen wachsenden Ascomycetenhyphen in

von den Gliedern der Mycelfäden oft kaum oder nicht abweichende ein- oder mehrzellige Stäbchen, wie er bei den Ascomyceten sehr verbreitet ist und z. B. schön bei Calloria fusarioides vorkommt, ist bei den Flüssigkeiten bewohnenden Spaltpilzen eine häufige Erscheinung. Der Bau der Protoplasten dieser Stäbchen ist bei Ascomyceten und Spaltpilzen gleich. Vergleicht man ferner den Entwickelungsgang einer Exoascusart mit der eines endosporen Spaltpilzes, z. B. mit dem von Bacterium tumescens Zopf, so findet man recht weitgehende Analogien. Der Vegetationskörper von Exoascus wächst in dem Wirthsgewebe erst in Hyphenformen, dann aber zerfällt ein derartiger Zellfaden in Einzelzellen, welche zu Sporangien, zu Ascen werden, kann aber auch, wenn wir ihn in Nährlösung bringen, fortgesetzt in Stäbchen (Oidien) zerfallen.

Es sind nur zwei Momente, welche Astasia von den Ascomyceten unterscheidet, einmal der Mangel von Verzweigung der Hyphen und dann die Bildung von „Schwärmoidien“. Was den ersten Punkt betrifft, so ist es fraglich, ob echte Verzweigung nicht doch einzelnen Species zukommt, die mit Astasia näher verwandt sind. Es sind schon mancherlei dahin gehende Angaben gemacht worden (siehe z. B. Hueppe 1896, S. 29 und die Angaben von Kutscher und von Zettnow 1897), die jedoch noch alle einer eingehenderen Untersuchung bedürfen. Interessant ist in dieser Beziehung vorzüglich die Angabe von Olav Johan-Olsen (Juli 1897, S. 279) über Bacillus mycoidis, der in sich abgliedernden Stäbchen des verzweigten Luftmycels Endosperm bilden soll. Was mich gegen Johan-Olsen's Angaben sehr misstrauisch macht, ist die gleichzeitige Behauptung, dass Aspergillus in Amöbenform auftreten könne (Fig. 6 seiner Tafel). Die Schwärmoidienbildung ist dagegen eine die Spaltpilze von den Ascomyceten entfernende Eigenthümlichkeit, die überhaupt eine vollkommene Analogie im Pflanzenreiche nicht findet. Aus diesem Grunde möchte ich Astasia und ihre Verwandten nicht etwa zu den Ascomyceten stellen, sondern ich möchte sie nur wegen ihrer morphologischen und physiologischen Aehnlichkeit mit den Ascomyceten, als Schizomyceten neben die Ascomyceten stellen.

Wie weit phylogenetische Verwandtschaft zwischen den Ascomyceten und den Schizomyceten besteht, ist nicht zu sagen. Ich muss dabei bemerken, dass ich an eine monophyletische Entwickelung der Pilze nicht glaube, dass ich vielmehr auf dem Standpunkte derer stehe, die annehmen, dass die grösseren Gruppen der Eumyceten nicht alle mit einander phylogenetisch nahe verwandt sind. Ich meine, dass

die verschiedenen Reihen der Eumyceten sich wahrscheinlich zu verschiedenen Zeiten von recht verschiedenen alten Algenstämmen abgezweigt haben, wie z. B. vielleicht die Ascomyceten von Ahnen der Florideen, manche Oomyceten von jüngeren Oophyceenstämmen etc.

Für die Annahme, dass die Bacterien Fungi imperfecti seien, fehlt bisher ein jeder Anhalt. Es ist zu vermuthen, dass z. B. Astasia keine andere Entwickelungsform mehr besitzt, dass ihr Entwickelungsgang völlig bekannt ist; finden sich doch in ihrem Entwickelungsgange schon drei der Vermehrung der Individuen dienende Morphonten: Oidien, Schwärmoidien und Ascosporen, zu denen in anderen Fällen noch unverzweigte Hyphen hinzukommen als zeitweilige Vegetationsform. Mit den Cyanophyceen haben die Bacteriaceae nur das gemein, dass sich ihre Zellfäden nicht verzweigen und in Stücke zerfallen können; letztere Eigenschaft theilen sie aber auch mit vielen Eumyceten und Chlorophyceen. Selbst die grösste Aehnlichkeit, welche sich zwischen bestimmten Bacterien und bestimmten Flagellaten findet, ist nur eine gänzlich oberflächliche; sie geht nicht so weit wie die Aehnlichkeit zwischen den Schwärmoidien der Bacterien und den Schwärmsporen der Eumyceten. Aehnlich spricht sich auch Migula (1897, S. 238) aus.

Es bleibt mir nur noch übrig, die Stellung der Gattung Astasia unter den Bacterien zu präcisiren und die Gattung Astasia zu definiren.

Von den bis jetzt aufgestellten Systemen der Spaltpilze und den bis jetzt gegebenen Gattungsbegrenzungen ist das von Migula entwickelte unbedingt das vollkommenste. Freilich dürfen wir nicht vergessen, dass Migula's System ein noch durchaus künstliches ist, und dass seine Gattungen, welche sich auf die Begeisselung gründen, mit den Classen des Linné'schen Systemes grosse Aehnlichkeit haben; aber wir dürfen nicht verkennen, dass die Benutzung der Begeisselung als hervorragendes Kennzeichen, welche von Messea, Migula und Fischer, nach Bekanntwerden von Löffler's Methode vorgeschlagen wurde, ein wichtiges Anregungsmittel zur Erforschung der Begeisselung der Spaltpilze ist, und dass es schon von diesem Standpunkte aus zweckmässig ist, wenn wir das System Migula's vorererst ausbauen. Obgleich sehr viele Bacterienspecies leichtsinnig aufgestellt und benannt sind, sind doch wenige bekannt und so wird man wohl auch, wenn Migula den zweiten Band seines Werkes veröffentlicht hat, bald wieder an die Umänderung von Gattungen und Species gehen.

Ich möchte deshalb einen einfachen, aber wie ich meine, wichtigen und praktischen Vorschlag für die in der Entwickelung begriffene Systematik der Spaltpilze machen. Ich möchte vorschlagen, dass es für die Spaltpilze nicht gestattet sein soll, einen Speciesnamen zweimal zu vergeben. Sollte aus Unkenntniss ein Speciesnamen zweimal vergeben werden, so erhält der zuerst vergebene den Zusatz *a*, der zu zweit vergebene den Zusatz *b* u. s. w. So wird es möglich werden, die Gattungen beliebig zu verändern, ohne dass die Auffindbarkeit der Species leidet, und es können die Autorennamen wegfallen, damit der Reiz für die Benennung nicht genügend untersuchter Formen.

Ich bilde also die Gattung Astasia in Anschluss an die Gattungen der Bacteriaceae Migula's, möchte jedoch unter Benutzung zweier von Migula und Fischer unrichtiger Weise verworfener Gesichtspunkte zugleich eine Aenderung der Eintheilung der Familie vorschlagen.

Dazu also die folgenden Auseinandersetzungen. Alfred Fischer unterscheidet (1894, S. 84) nur zwischen „polaren“ und „diffusen“ Geisseln und hält die Unterscheidung von „lateralen“ Geisseln für überflüssig. Er sagt: „Nicht immer entspringen die polaren Geisseln am Zellende, sondern an einer Längsseite, meist allerdings dem einen Ende genähert. Polar kann man solche seitenständige Geisseln, die an den Schwärmern von Cladothrix und bei Spirillum sputigenum vorkommen, noch deshalb nennen, weil sie ebenfalls nur an einer einzigen Stelle ansitzen und diese gewissermaassen als Bewegungspol auszeichnen. Sie als laterale Geisseln von den polaren zu unterscheiden, halte ich deshalb für überflüssig.“

Auch Migula macht in seinem System keinen Gebrauch von diesem doch für sein System sicher wichtigen Unterschiede zwischen den seitlich und polar stehenden Geisselbüscheln. Er theilt die Bacteriaceae folgendermaassen ein (1896, S. 21):

„A) Zellen ohne Bewegungsorgane — 1. Bacterium.
B) Zellen mit Geisseln
  a) Geisseln über den ganzen Körper zerstreut — 2. Bacillus.
  b) Geisseln polar — 3. Pseudomonas.“

Pseudomonas charakterisiert er folgendermaassen: „Pseudomonas Migula.

Kürzer oder länger cylindrische Zellen, welche zuweilen kleine Fäden bilden, lebhaft beweglich mit polarer Begeisselung. Die Zahl der an einem Pol stehenden Geisseln schwankt bei den verschiedenen

Arten zwischen 1—10 und ist am häufigsten 1 oder 3—6. Endosporenbildung kommt vor, aber nur bei wenigen Arten.

Eine Trennung der hierher gehörigen Arten in zwei Gattungen, je nachdem am Pol nur eine Geissel oder ein Büschel von Geisseln steht, wie dies von Fischer vorgeschlagen wurde, ist unthunlich, da alle Uebergänge zwischen streng eingeisseligen und vielgeisseligen Arten vorhanden sind."

Zu dem letzten Satze möchte ich sogleich bemerken, dass man sehr wohl die normal eingeisseligen Formen von den übrigen trennen kann, wenn auch Uebergänge vorkommen zwischen ihnen und den mehr oder weniger streng mehrgeisseligen; es liegt uns ja bei der Bestimmung der Bacterien eine grosse Anzahl von Individuen vor, nicht weniger, wie bei den höheren Pflanzen, und wir können deshalb hier auch leicht die „Normalform" feststellen und die Variationsweite der Species mit in die Charakteristik der Species und Gattung aufnehmen. Ich möchte trotz der nochmals von Migula (1897, S. 121 und 135) angegebenen Gegengründe, schon im Interesse der genaueren Untersuchung der Species vorschlagen, dass man die Gattung Pseudomonas von Migula fallen lässt und die von Fischer für die Unterfamilie eingeführten Namen Bactrineum (für in der grössten Mehrzahl eingeisselige Formen mit Polgeissel) und Bactrilleum (für diejenigen Formen, welche in der Regel mehr als eine Geissel am Pole tragen) als Gattungsnamen benutzt. Für den Vorschlag von Migula (1897, S. 121), die beiden Gattungen eventuell Pseudomonas und Vibrio zu nennen, würde ich nicht stimmen, da wir bei Annahme des Vorschlags von Migula zwei Gattungen Pseudomonas in der Litteratur haben würden.

Es scheint mir aber doch, um auf unser Hauptthema zurückzukommen, dass man die auffälligen und normal seitenständigen Geisselbüschel und die polständigen Geisselbüschel aus einander halten müsse. Bei der geringen Zahl der morphologischen Merkmale, welche zur Charakterisirung der Bacterienspecies brauchbar sind, dürfen wir keine morphologische Eigenschaft der Species vernachlässigen, welche normal constant ist. In den zahlreichen gefärbten Präparaten von Astasia, welche ich untersuchte, fand ich kein einziges Individuum, bei dem ein Geisselbüschel genau am Pole eines Stäbchens sass, normaler Weise (in den allermeisten Fällen) aber waren die Geisselbüschel deutlich seitlich inserirt, sehr selten dem Pole so genähert, dass man sie als fast polständig bezeichnen konnte. Im Gegensatz zu dieser Form mit normaler Weise

seitlich sitzenden Geisselbüscheln, gibt es zahlreiche Formen, bei denen die Geisselbüschel normaler Weise, also bei der überwiegenden Mehrzahl der ausgebildeten Individuen, polar stehen und sich in die Achse der Stäbchen stellen, wenn auch an einzelnen, anormalen oder noch in Entwickelung begriffenen Individuen seitlich stehende Geisselbüschel gefunden wurden.

Von diesen Gesichtspunkten aus halte ich die Aufstellung der Gattung Astasia (ἀστασία das Wackeln) für zweckmässig, welche durch 1—2 lateral stehende Geisselbüschel der Schwärmstäbchen ihrer Species charakterisirt wird. Danach würde ich die Bacteriaceae Migula's in folgender Weise eintheilen.

Familie der Bacteriaceae.

Unterfamilie Bacterieae: Zellen stets ohne Bewegungsorgane.

1. Gattung Bacterium:

Unterfamilie Bacilleae: Geisseln der Schwärmer über den ganzen Körper zerstreut.

2. Gattung Bacillus:

Unterfamilie Pseudomonateae: Geisseln der Schwärmer polar.

3. Gattung Bactrineum: Schwärmer normaler Weise mit einer Geissel.

4. Gattung Bactrilleum: Schwärmer normaler Weise mit mehr als einer Geissel.

Unterfamilie Astasieae: Geisselbüschel der Schwärmer seitlich.

5. Gattung Astasia: Ein bis zwei seitliche Geisselbüschel an den normalen, einzelligen Stäbchen.

Botanisches Institut der Universität Marburg, im Juli 1897.

Inhaltsübersicht.

I. Astasia asterospora A. M.
1. Cultur der Astasia asterospora S. 186.
2. Die Entwickelungsgeschichte u. Morphologie von Astasia asterospora. S. 189.
3. Die Sporen. S. 190.
4. Die Schwärmer. S. 194.
5. Die Ruhestäbchen vor der Sporenbildung. S. 204.
6. Die Sporangien. S. 208.

II. Allgemeine Bemerkungen.
1. Die Sporen. S. 217.
2. Der Protoplast der Schwärmer und Ruhestäbchen. S. 220.
3. Die Plasmaverbindungen der Bacterien. S. 229.
4. Die Sporenbildung. S. 231.
5. Systematisches. S. 236.

Litteratur.

Babes, Beobachtungen über die metachromatischen Körperchen, Sporenbildung, Verzweigung, Kolben- und Kapselbildung pathogener Bacterien. Zeitschrift für Hygiene XX, 1895.

de Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig 1884.

Brefeld, Oscar, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie VIII, Leipzig 1889.

Bunge, Ueber Sporenbildung bei Bacterien. Fortschritte der Medicin 1895, Bd. XIII, Nr. 20, S. 813.

Burchard, Dissertation. Karlsruhe 1897. Citirt bei Migula 1897, S. 188.

Bütschli, O., Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. I. Bd. II. Abth., 1883—87.

— — Ueber den Bau der Bacterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890, Winter's Verlagshandlung.

— — Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bacterien, Leipzig 1896.

Cohn, Untersuchungen über Bacterien. Beiträge zur Biologie der Pflanzen I. Bd. 1875, S. 127.

Ernst, Ueber Kern- und Sporenbildung der Bacterien. Zeitschrift f. Hygiene V, 1889.

Fischer, Alfred, Die Plasmolyse der Bacterien. Berichte über Verh. d Kgl. sächs. Wissensch. zu Leipzig, Math.-physik. Classe, 23. Bd., S. 52, 1891.

— — Untersuchungen über Bacterien. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik Bd. 27, Heft 1, 1894.

— — Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bacterien. Jena 1897.

Flügge, Die Mikroorganismen. I. Theil 1896, Leipzig, Vogel.

Frenzel, Ueber den Bau und die Sporenbildung grüner Kaulquappenbacillen. Zeitschrift für Hygiene, Bd XI, 1892, S. 207.

Grethe, Ueber die Keimung der Bacteriensporen. Separatabdruck aus Fortschritte der Medicin Bd. 19, 1897.

Hueppe, Naturwissenschaftliche Einführung in die Bacteriologie, Wiesbaden 1896.

Ilkewitz, Ueber die Kerne der Milzbrandsporen. Bact. Centralblatt XV, 1894, S. 260.

Klein Ludwig, Botanische Bacterienstudien I. Centralblatt für Bacteriologie VI, 1889, S. 313.

— — Ueber einen neuen Typus der Sporenbildung bei den endosporen Bacterien. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1889, VII, S. 57.

Koch Alfred, Ueber Morphologie und Entwickelungsgeschichte einiger endosporer Bacterienformen. Botanische Zeitung 1888, Nr. 18, S. 277.

Löwit, Zur Morphologie der Bacterien. Centralblatt für Bacteriologie 1896, XIX, Nr. 18/19.

Messea, Revista d'igiene e sanitá publica, 1890, 11.

Meyer Arthur, Die Plasmaverbindungen und die Membran von Volvox globator, aureus und tertius mit Rücksicht auf die thierischen Zellen. Bot. Zeit. 1896, Heft XI u. XII, S. 187.

Migula, W., Arbeiten aus dem bacteriologischen Institut der technischen Hochschule zu Karlsruhe I. Bd. 1. Heft, 1894, S. 139.

— — Schizomycetes. In Engler und Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1896, 129. Lieferung, S. 3.

— — System der Bacterien. Jena 1897.

7 4 2 1 | 7 4 2 1 | 7 4 2 1 | –

CENTURY | DECADE | YEAR

1 2 3 4

A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U V W X Y Z

AUTHOR & SOURCE INDEX

SF A B D G K P V

1 2 7 4

MISCELLANEOUS INDEX

a b c d e f g h i j k l m x y z

DIRECT NUMERICAL CODE

1 26 2 27 3 28 4 29 5 30 6 31 7 32 8 33 9 34 10 35 11 36 12 37 13 38 14 39 15 40 16 41 17 42 18 43 19 44 20 45 21 46 22 47 23 48 24 49 25 50

E-Z SORT SYSTEMS LTD. SAN FRANCISCO, CALIF. U.S. PAT. NO. 2339519 -- OTHERS PEND.

SUPER SCRIPT | SUB SCRIPT | FILL IN LETTER

0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 < B Y S

LITERATURE CLASSIFICATION & RESEARCH INDEX

A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U V W X Y Z

1 2 3 4

Johan-Olsen, Olav, Zur Pleomorphismusfrage. Centralblatt für Bacteriologie II. Abth. 1897, Nr. 11/12, Bd. III, S. 273.

Peters, Die Organismen des Sauerteigs und ihre Bedeutung für die Brotgährung. Bot. Zeit. 1889, S. 405.

Prazmowski, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Formentwickelung einiger Bacterien-Arten. Leipzig, Hugo Voigt, 1880.

Schottelius, Beobachtungen kernhaltiger Körper im Innern der Spaltpilze. Centralblatt für Bacteriologie 1888, IV. Bd., Nr. 23.

Trambusti und Galotti, Neuer Beitrag zum Studium der inneren Struktur der Bacterien. Centralblatt für Bacteriologie und Parasitenkunde XI. Bd., 1892.

Wahrlich, Bacteriologische Studien. Petersburg 1890—91.

Zettnow, Ueber den Bau der grossen Spirillen. Zeitschr. für Hygiene, 1897, 24. Bd. S. 72.

Zopf, Die Spaltpilze, 1885.

— — Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen. I. Heft, 1892, S. 93.

Zukal, Ueber den Zellinhalt der Schizophyten. Sitzb. d. math.-phys. Cl. d. Kaiserl. Akademie der Wissensch. zu Wien 1892, 101. Abth. I., Heft 1—3, S. 301.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Schematische Darstellung des Baues der Spore; α Exine, β Intine der Sporenmembran; γ Stäbchen.

„ 2. Spore in Wasser liegend, von oben gesehen, hohe Einstellung; 1880.

„ 3. Spore in Wasser liegend, Längsansicht; 1880.

„ 4 und 4 *a*. In Schwefelsäure liegende Sporen; 1880.

„ 5. Spore mit Carbolfuchsin gefärbt; 2400.

„ 6. Nach Heidenhain gefärbte Spore mit dunkelblau gefärbter Höhlung zwischen der Membran und dem Stäbchen; 1880.

„ 7. Sporen direct, lebend, mit Jodjodkalium gefärbt; *a* inhaltsarme anormale Spore mit kernartigem Punkte; *b* normale Spore mit im lebenden Zustande stark lichtbrechendem Stäbchen; 2400.

„ 8. Keimende Spore; in *d* ist die Sporenmembran α, an welcher das Stäbchen β noch fest hing, vermuthlich mittelst eines Schleimfädchens, von oben gesehen gezeichnet; 1880.

„ 9. In der Nährflüssigkeit schwimmende, lebende Schwärmer; 1880.

„ 10. Mit Salpeterlösung plasmolysirte, mit Jodjodkalium gefärbte Schwärmer; stärker vergrössert.

„ 11 *a–f*. Mit Jodjodkalium relativ dunkel gefärbte Schwärmstäbchen; 2400.

„ 12 *a–c*. Lebend mit Methylenblau gefärbte Schwärmer.

„ 13. Schwärmer nach Heidenhain gefärbt, bei mittlerer Einstellung.

„ 13 *A*. Schwärmer mit Carmalaun gefärbt, nach Einbettung in Gelatine und Härtung mit Osmiumsäure und Formalin.

„ 14. Schwärmer nach Gram gefärbt.

„ 15. Schwärmer mit Rutheniumroth gefärbt, mit Zellkernen.

„ 16. Schwärmer schwach mit Jod gefärbt, mit Zellkernen.

„ 17. Zelle aus dem Mycel von Hypomyces rosellus, lebend mit Jodkalium gefärbt.

„ 18. Zelle von Hypomyces mit Rutheniumroth gefärbt; 2400.

„ 19. Schwärmer mit abgeworfenen Geisselbüscheln; Tanninbeize.

Fig. 20. Schwärmer mit nach Löffler gefärbten Geisselbüscheln.
„ 21. Schwärmer aus Culturen in 1 proc. Fleischextract, mit der Tanninmethode gefärbt; 1880.
„ 22. Schwärmer mit Tanninlösung gebeizt und mit Carbolfuchsin gefärbt, Geisseln abgefallen.
„ 23. Mit 0,5 proc. Salpeterlösung eingetrockneter, dann mit alkohol. Safranin gefärbter Schwärmer.
„ 24. Mit Osmiumsäure gehärteter, eingetrockneter, mit Hämatoxylin gefärbter Schwärmer.
„ 25. Aus Schwärmern entstehende, kugelförmige Ruhestäbchencolonie; schwach vergrössert.
„ 26 *a* u. *b*. Lebend mit Hämatoxylin gefärbte Ruhestäbchen; Membran und Schleimfäden blau gefärbt.
„ 27. Ruhestäbchen mit Rutheniumroth gefärbt; *a* durch Erwärmen, *b* durch Osmiumsäuredampf fixirt.
„ 28. Mit Jodjodkalium gefärbte Ruhestäbchen; 2400.
„ 29. Mit Rutheniumroth, nach Osmiumbehandlung, gefärbtes langes Ruhestäbchen aus alter Möhrencultur; 2400.
„ 30. Ruhestäbchen mit dicker, dichter, mit Hämatoxylin gefärbter Schleimhülle; 1880.
„ 31 *a* u. *b*. Ruhestäbchen aus 3 Tage alter Cultur, lebend mit Methylviolett in 30 proc. Alkohol gefärbt; 1880.
„ 32. Schleimscheide mit darin liegenden Stäbchen, durch Magdalaroth gefärbt, in Glycerin liegend; 1880.
„ 33. Ruhestäbchen, mit Wasser erhitzt, mit Rutheniumroth gefärbt, bei tiefer Einstellung; 2400.
„ 34. Ruhestäbchen nach Heidenhain und mit Magdalaroth gefärbt; *a*, *b* bei hoher, *c* bei tiefer Einstellung.
„ 35. Ruhestäbchen in Nährlösung liegend; 2400.
„ 36. Ruhestäbchen, welche vor der Sporenbildung abstarben; 2400.
„ 37. Verschiedenartige sporenbildende Stäbchen (Sporangien) mit fast oder ganz fertigen Sporen, in Nährlösung liegend, bei relativ schwacher Vergrösserung gezeichnet; *a* eine Spore.
„ 38. Sporenbildendes Stäbchen; 2400.
„ 39. Sporenbildendes Stäbchen, lebend mit Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt; 1880.
„ 40. Sporangium, lebend mit Methylviolett behandelt, mit geschichteter Schleimhülle; 1880.
„ 41 u. 42. Mit Jod gefärbte Sporangien, theilweise in richtiger Farbe, theilweise nur in Bleistift ausgeführt; 2400.
„ 43. Lebende Sporangien in Nährflüssigkeit.
„ 44. Mit Rutheniumroth gefärbte Sporangien.
„ 45. Angetrocknete, mit Carbolfuchsin und Methylenblau gefärbte Sporangien.
„ 46, 47, 48, 49. Sporenentwickelung in lebenden Sporangien. 2400, mit Ausnahme von 46.
„ 50. Umriss eines Zellkernes von Ornithogalum.
„ 51, 52, 53, 54. Zellen von Cladothrix (?) in verschiedener Weise mit Reagentien behandelt.

Fig. 1.

Fig. 5.

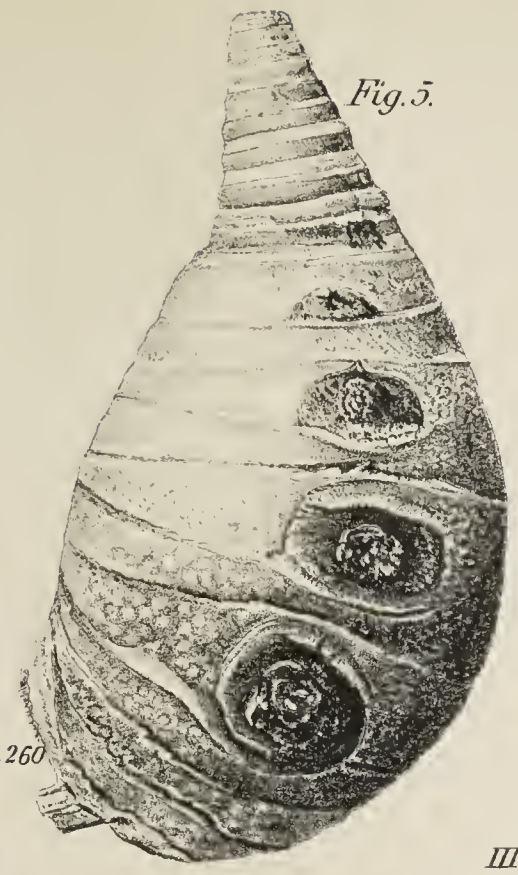


Fig. 2.

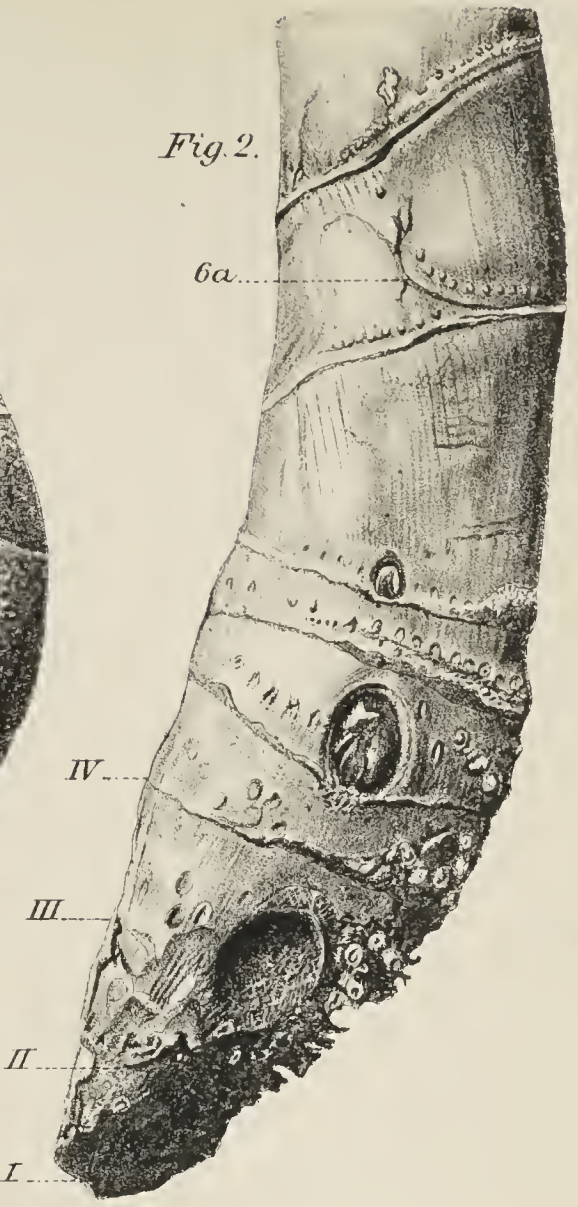


Fig. 7.

Fig. 6.

Fig. 2a.

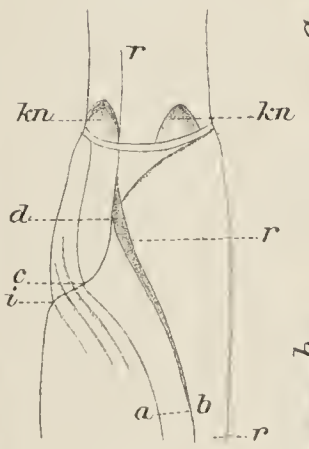


Fig. 3.

Fig. 4.

W.A.Meyn, Lith. Inst. Berlin S.

LIBRARY
OF THE

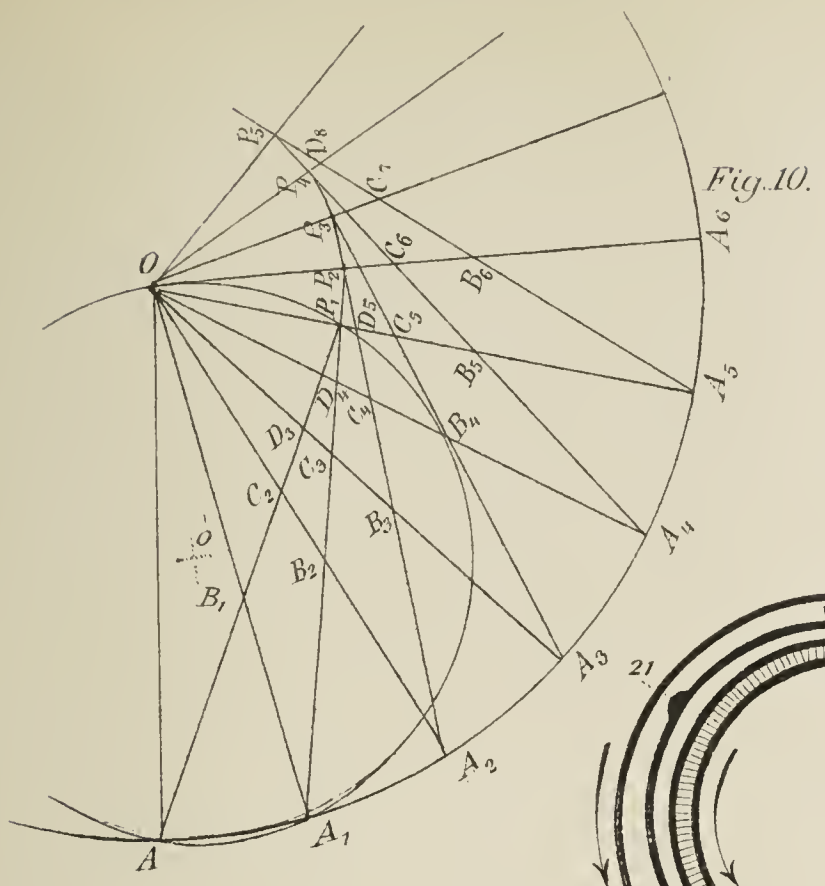


Fig. 10.

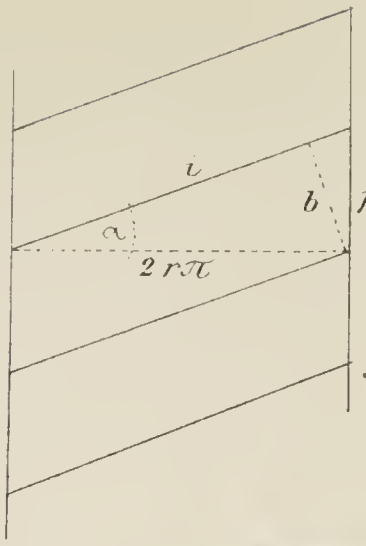


Fig. 9.

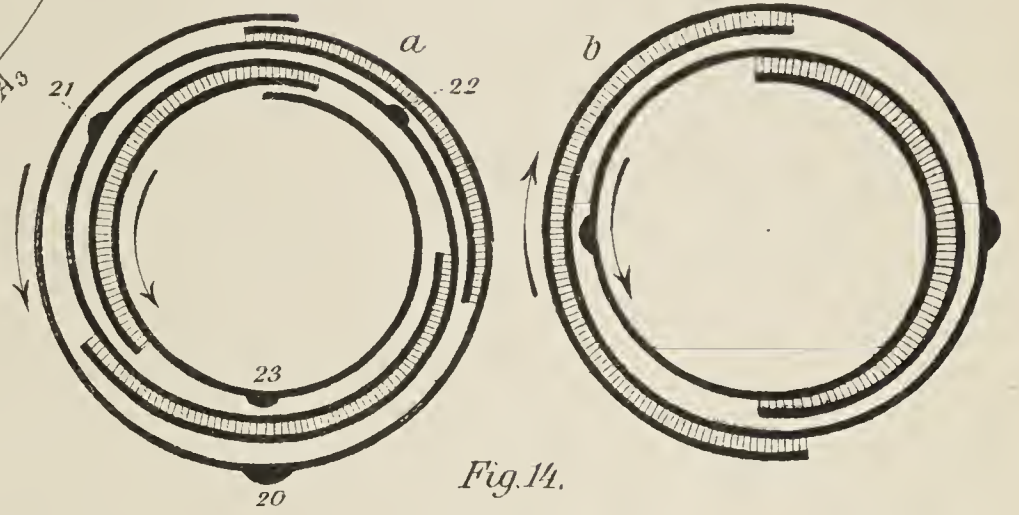


Fig. 14.

Fig. 11.

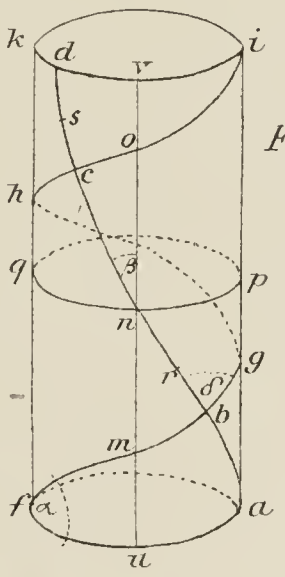


Fig. 8.

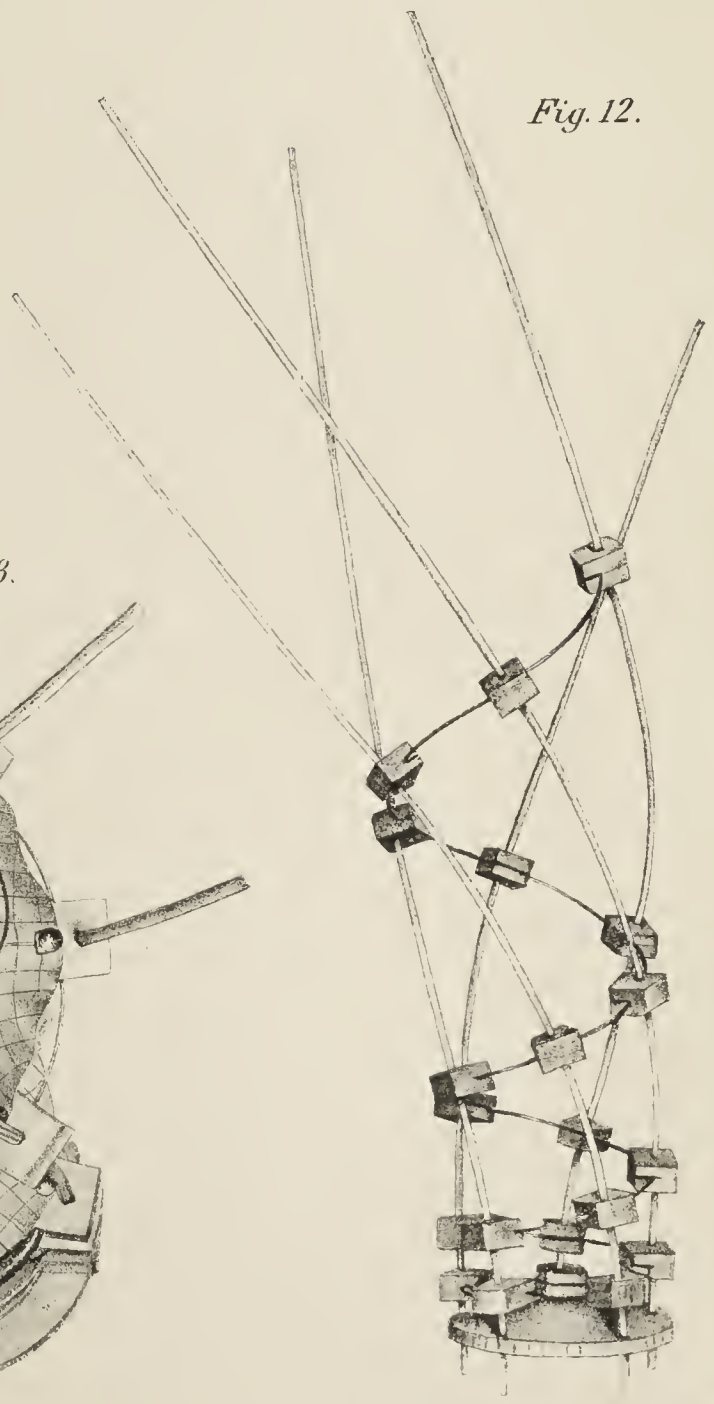
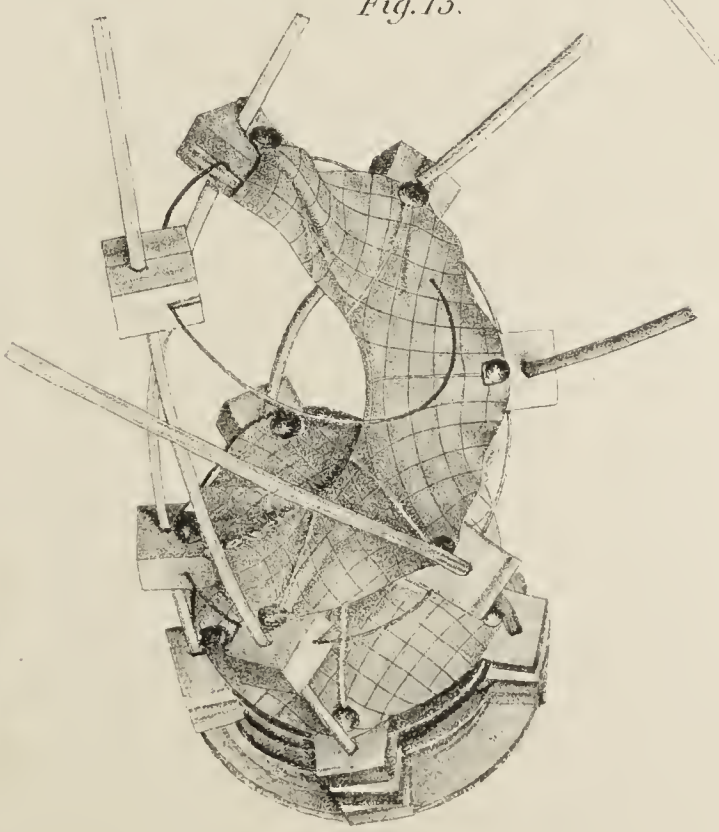


Fig. 12.

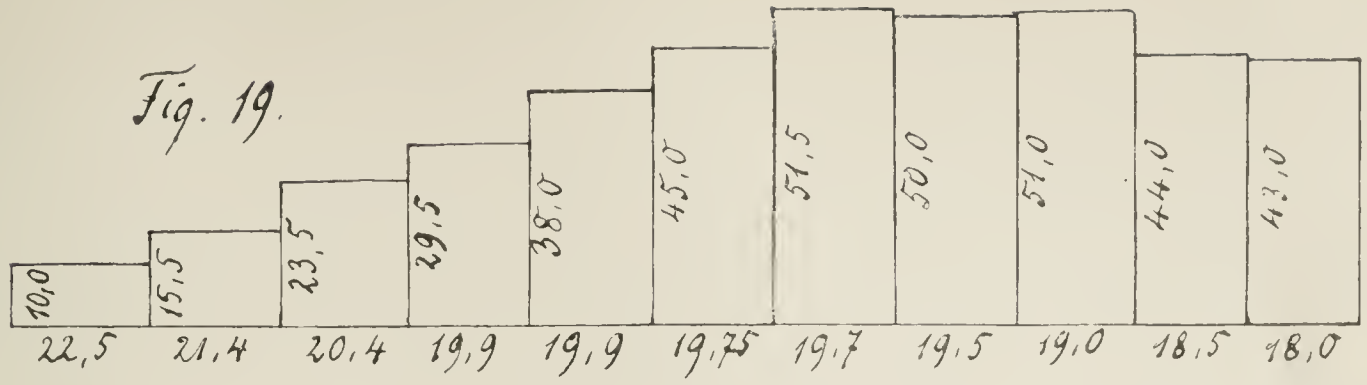
Fig. 13.



W. A. Megn., Lith. Inst., Berlin S.

LIBRARY

Fig. 19.



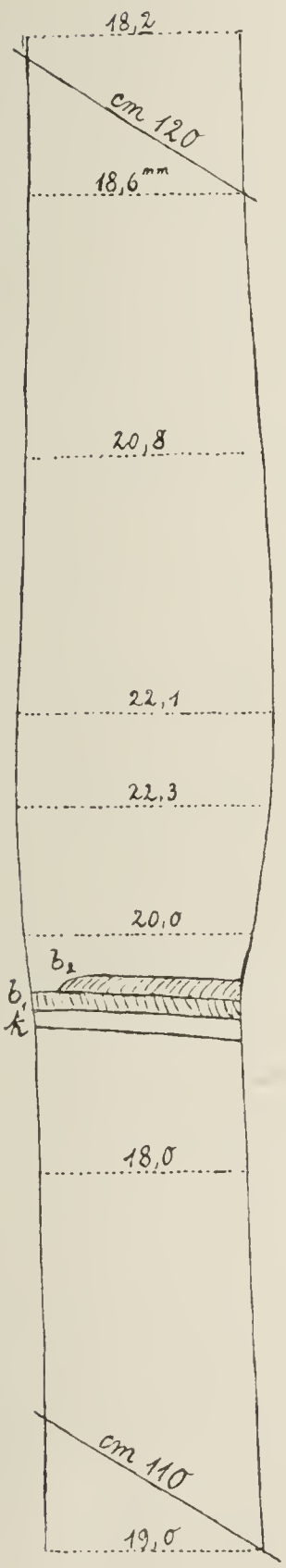
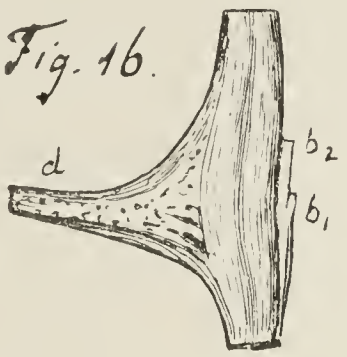


Fig. 15.

Fig. 16.



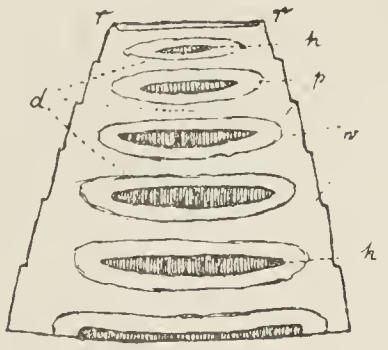


Fig. 17.

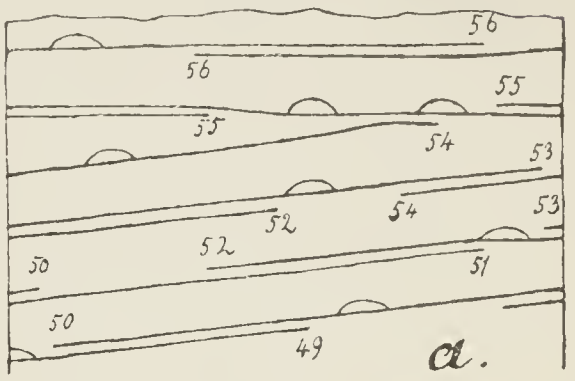
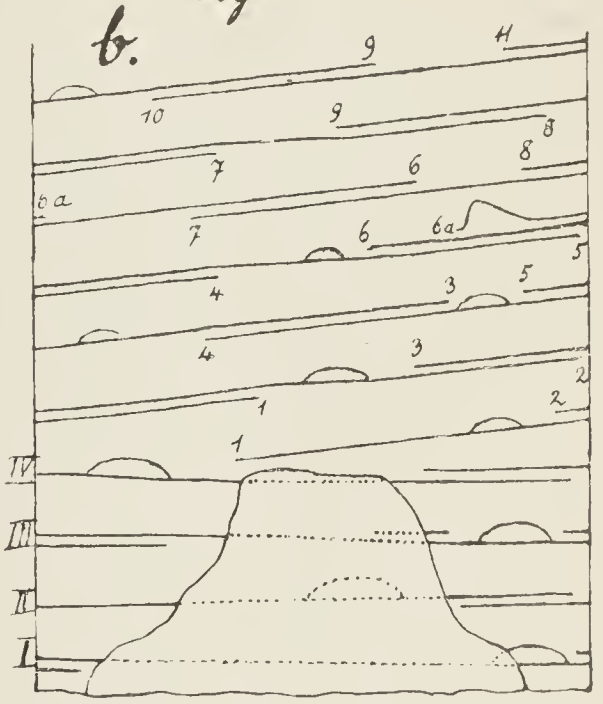


Fig. 18.



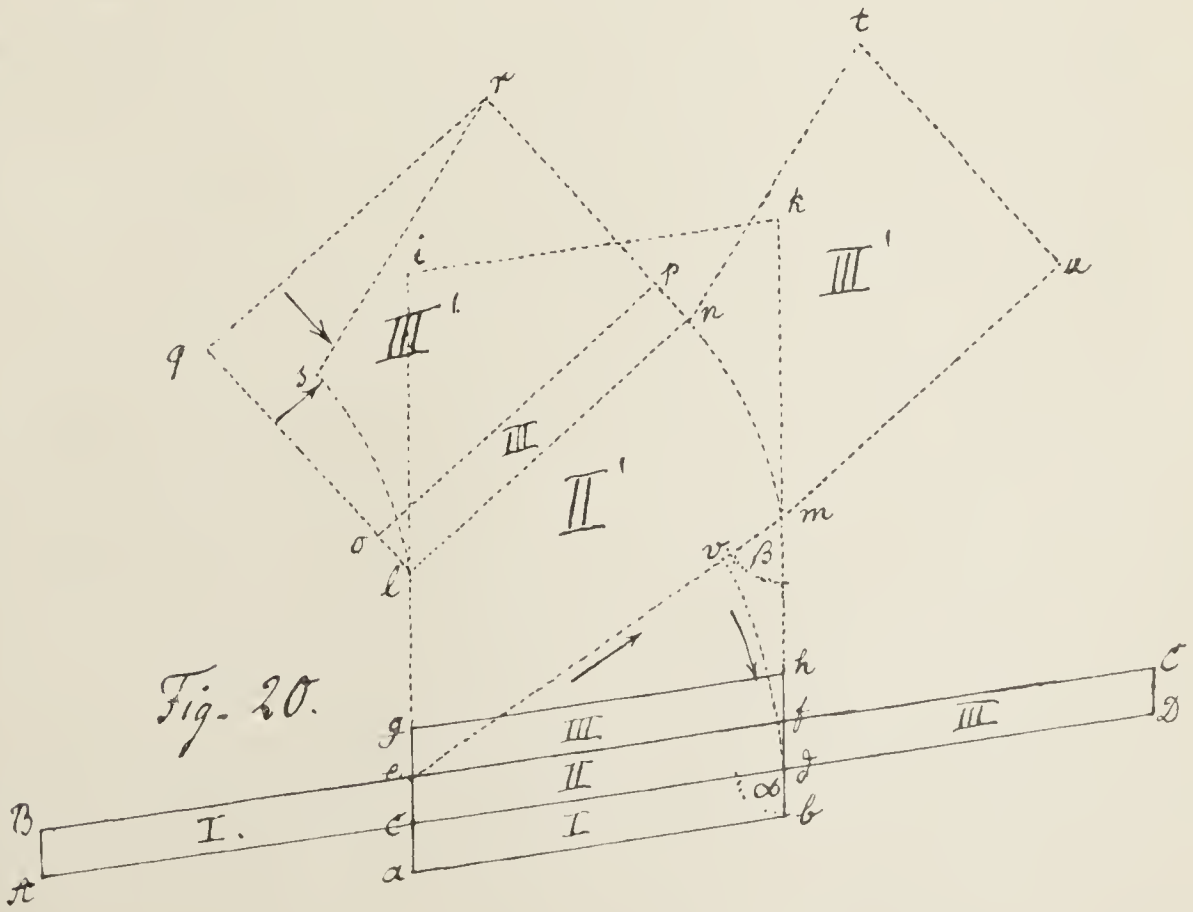


Fig. 20.

LIBRARY
OF THE

Die Vorgänge bei der sog. Braun'schen Zwangsdrehung.

Von
Hermann Dingler.

Hierzu Tafel VII—IX.

Vorbemerkungen.

Das Problem der „Braun'schen Zwangsdrehung" steht durch die neuere Abhandlung von Hugo de Vries „Monographie der Zwangsdrehungen" zur Zeit wieder einigermassen im Vordergrund des Interesses. Der Autor hat darin mit grossem Fleisse alles bisherige, auf seinen Stoff bezügliche, zusammengetragen und durchgesprochen. Er hat dadurch sehr zur Klärung der Sachlage beigetragen. Sein Hauptverdienst aber besteht in dem Nachweis der übrigens von vornherein wahrscheinlichen Thatsache, dass die Bedingungen des natürlichen Zustandekommens der Erscheinung auf erblicher Anlage beruhen. Letzteres anzunehmen lag um so näher, als ja das typische Auftreten der eigenthümlichen Ausbildung an gewisse Blattstellungen, resp. morphologisch-anatomische Verhältnisse geknüpft erschien. Ferner beobachtete de Vries direct den Drehungsvorgang an seinem drehenden Dipsacus sylvestris. Im Uebrigen ist er aber, was die mechanischen Bedingungen des Vorgangs angeht, nicht weit über den ersten genaueren Beobachter, Alexander Braun, hinausgekommen.

Auch ich habe mich seit einer Reihe von Jahren mit der Braun'schen Zwangsdrehung befasst und hatte gerade eine kleine Abhandlung über die Frage dem Herausgeber dieser Zeitschrift angeboten, als die de Vries'sche Monographie erschien und einen Theil des Geschriebenen gegenstandslos machte. In der vorliegenden Abhandlung beabsichtige ich, vor Allem einmal die mechanischen Bedingungen des Zustandekommens klar zu legen, soweit das sehr verwickelte Problem dem allgemeineren Verständniss des botanischen Publikums zugänglich erscheint.

Der, der Frage der Zwangsdrehung zu Grunde liegende Stoff ist ein sehr weitschichtiger. Abgesehen von der rein morphologischen resp. entwickelungsgeschichtlichen Frage nach der Ursache solcher Bildungen, ist der mechanische Vorgang selbst mit den ihn bedingenden anatomischen Verhältnissen und den resultirenden Spannungen zu verfolgen. Endlich ist zu untersuchen, in welcher Weise das

lebende und wachsende Gewebe auf die Spannungsreize reagire. Die behufs vorliegenden Zweckes gemachten morphologischen, entwickelungsgeschichtlichen und experimentellen Untersuchungen sind sehr umfangreich, so dass hier nur ein kleiner Theil derselben veröffentlicht werden kann. Gleichwohl kann die vorliegende Abhandlung auf alle einschlägigen Fragen natürlich keine allseitig genügende Antwort geben. Auf die Letztgenannte namentlich desshalb nicht, weil die bisherigen Untersuchungen über den Gegenstand, auch die ausgezeichneten Pfeffer'schen Arbeiten noch ansehnliche Lücken aufweisen, und meine eigenen bezüglichen Versuche noch nicht zum Abschluss gekommen sind. Eine Hauptschwierigkeit liegt ausserdem für mich in den für solche Untersuchungen sehr ungenügenden hiesigen Arbeitsmitteln. Ich werde daher über meine Versuche am Lebenden später besonders berichten und mich hier hauptsächlich auf die Erörterung der Vorgänge an einem rein mechanischen zwangsdrehenden System von im Weiteren zu präcisirenden Eigenschaften beschränken. Ich werde dabei, nachdem der Stoff gewisse Schwierigkeiten bietet, mich an eine möglichst einfache Form des Ausdruckes und der Veranschaulichung halten. Natürlicherweise sind einige einfache geometrische Bezeichnungen, beziehungsweise Erörterungen nicht zu umgehen, dieselben sind aber so allgemeinverständlich, dass sie wohl keinem Botaniker Schwierigkeiten bereiten werden.

Im Uebrigen lehnt sich die Behandlung des im Titel dieser Arbeit bezeichneten Stoffes eng an die speciellen Verhältnisse eines in einem früheren Aufsatz bereits erwähnten [1]) zwangsgedrehten Bambushalmes an. Wie schon dort bemerkt, sind die Erscheinungen der Braun'schen Zwangsdrehung bei Gräsern überaus selten. Sie scheinen mir aber aus manchen Gründen gerade hier besonders beachtenswerth. Wenn irgendwo an einem natürlichen Objecte die Beeinflussung des Wachsthums bei den Drehungsvorgängen deutlich hervortreten kann, so ist es bei den hochwüchsigen Bambusen. Vor allen Dingen sind die Grössenverhältnisse so günstig wie möglich. Die sehr regelmässige, durch keine localen Verdickungen (Kanten etc.) gestörte, fast hohlcylindrische Gestalt des geraden Halmes, die fehlende oder schwache Ausbildung von Seitenknospen auf längere Strecken und endlich der genau longitudinale Faserverlauf in den Internodien sind weitere günstige Momente. Endlich

---

1) Dingler, „Ueber abnorme Wachsthumshemmungen am Grasstamm" in Ber. d. deutsch. bot. Ges., Jahrg. 1896, Bd. XIV, p. 295 ff.

ist es aber auch die sehr typische Zu- und Wiederabnahme der Wachsthumsintensität der sich aneinanderreihenden Internodien. Die bisher zur Verfügung stehenden zwangsdrehenden oder zwangsgedrehten Objecte — auch Hugo de Vries' interessante drehende Dipsacus-Rasse — bieten unter den oben angedeuteten Gesichtspunkten, wohl kaum ausreichende Verhältnisse.

Werthvolles lebendes Bambusenmaterial, eine Anzahl kurz vor der Streckung stehender Sprosse (Innovationsknospen), ein in Streckung begriffener starker Halm und zwei stärkere alte Halme standen mir aus dem reichen Schatze des Frankfurter Palmengartens durch die Güte des Herrn Director Siebert zu Gebot. Wünschenswerthe Versuche an lebenden Bambusen konnte ich dagegen nicht vornehmen, da der hiesige botanische Garten kein grösseres Warmhaus besitzt.

Ausserordentlich werthvoll wäre es gewesen, lebendes zwangsdrehendes Bambusenmaterial zu erlangen, womöglich auch Näheres über die Herkunft des gedrehten Halmes zu erfahren. Ich wendete mich auch bald nach Erlangung des Halmes an die mir vom freundlichen Geber, Herrn Prof. Dr. Max Buchner in München angegebene Adresse in Singapore, blieb aber ohne Antwort.

Einige wenige hier verwerthete Beobachtungen machte ich an einem bis zur Fruchtbildung gelangten Spross von Mentha sylvestris, welcher (in dem betr. Satz des botan. Gartens) aus einem normalen Rhizom seitlich hervorging und nahezu von seiner etwas fasciirten Basis an ohne Unterbrechung drehte. Samenculturen mit drehenden Rassen konnte ich nicht machen, da mir hiezu der Raum im Garten fehlt.

Obschon vorliegende Zeilen sich vornehmlich mit einem einzigen Objecte beschäftigen, benenne ich sie gleichwohl allgemein „Die Vorgänge bei der Zwangsdrehung". Der Leser möge selbst entscheiden, ob dieser Titel berechtigt ist.

Die Ordnung, in welcher der Stoff behandelt werden soll, ist folgende:

I. Aeussere Verhältnisse des gedrehten Bambushalmes. Untersuchungsmethoden. Tabellen der Messungsergebnisse.
II. Die morphologisch-anatomischen Beweise für Braun'sche Zwangsdrehung.
III. Die Wachsthumsverhältnisse normaler, hochwüchsiger Bambushalme.
IV. Die Entstehung des Knotens und Diaphragmas beim normalen und gedrehten Bambushalm.

V. Einige geometrische Betrachtungen.
VI. Mechanische Betrachtungen. Entstehung der Spannungen und ihre mechanischen und physiologischen Wirkungen.
VII. Kurze Mittheilung über Versuche mit künstlicher Zwangsdrehung und andere mechanische Beeinflussungen des Wachsthums an lebenden Pflanzen.
VIII. Beleuchtung der Resultate bisheriger Forschungen.
IX. Erörterung einiger morphologischer und biologischer Verhältnisse.
X. Zusammenstellung einiger Ergebnisse.

I.

Gestalt des gedrehten Bambushalmes. Untersuchungsmethoden. Tabellen der Messungsresultate.

Das ganze Halmstück, wie es in meinen Besitz kam (vgl. Figg. 1 *a* und *b* Taf. VII) ist 314 cm lang und zwischen 5 und 9 cm dick. Der oberste Theil ist normal gestreckt und von einem 38 cm langen und ca. 5 cm dicken Internodium und einem kleinen Stück eines zweiten ebensolchen eingenommen. Die verdickte Halmbasis (Rhizom) ist in normaler Weise gekrümmt, dicht mit Adventivwurzeln besetzt und ca. 9 cm dick. Sie besitzt eine geringe Abplattung in der Richtung von rechts vorn nach links hinten, welche vielleicht eine Andeutung von Fasciation darstellt, und befand sich grossentheils in der Erde. Das mittlere Stück von ca. 257,5 cm Länge und ca. 6—$7^1/_2$ cm Dicke ist ziemlich gerade und in der Mitte angeschwollen. Etwa die untere Hälfte ist einem umgekehrten, sehr schlanken Rotationskegel nicht unähnlich. Dann folgt ein kurzer mehr cylindrischer Abschnitt und schliesslich nimmt gegen das obere Ende die Dicke wieder ab. Dieses ganze mittlere Stück wird von einer ununterbrochenen linksläufigen[1]) Spirale von verwachsenen Blattinsertionen in etwa 29 Umgängen umzogen. Der Halm ist zur Blattspirale gegenläufig gedreht, so dass die Längsfasern etwa $6^3/_4$ rechtsläufige Umgänge machen. Dieselben sind nahezu senkrecht zur Blattspirale gerichtet. Die Insertionsenden der sich deckenden Blätter, 54 an der Zahl, sind einander dicht genähert, ganz in der Weise, wie die übergreifenden Enden der normalen Blattinsertionen. Entsprechend der Blattspirale verläuft in der Höhlung des Halmes ein wohlausgebildetes Wendeltreppendiaphragma, dessen Breite im Mittel nahezu dem halben

---

1) Nach botan. Terminologie. Gleichzeitig bemerke ich, dass die Bezeichungen „vorn“, „hinten“, „rechts“, „links“ nur in morphologischem Sinne gebraucht werden.

Höhlendurchmesser entspricht. Dasselbe zeigt an vielen Stellen tiefe Einrisse seines inneren freien Randes, welche nicht selten bis zur Halmwand reichen.

Die wichtigste Untersuchungsmethode bildete, wenigstens behufs Erforschung der mechanischen Bedingungen des Zustandekommens der auffallenden Bildung, das Messen. Nächstdem waren gewisse anatomische Verhältnisse zu berücksichtigen, welche für den Vorgang der Drehung in Betracht kommen. Endlich verlangte die Frage der Blattstellung eine besondere Untersuchung. Die erste unter diesen dreierlei Aufgaben war die schwierigste. Trotz der im Ganzen überraschenden Regelmässigkeit des gedrehten Halmes finden sich doch im Einzelnen sehr viele Unregelmässigkeiten, welche nur schwer zu überwindende Hindernisse bereiteten.

Gemessen wurde, nachdem sich die käuflichen Maassbänder als ungeeignet herausstellten, mit schmalen Bändern aus dünnem, sehr festem und unelastischem Schreibpapier, sowie mit ebensolchen Zwirnfäden. Die Umfänge wurden direct von den scharf angespannten Maassbändern oder Fäden abgelesen und mit Absicht nicht reducirt. Der kleine Fehler, welcher infolge der Dicke des Maassbandes in ihnen steckt, ist so gering, dass er für ein Object von so bedeutenden Dimensionen, wie vorliegendes, bei welchem ohnehin weit gröbere Fehler nicht auszuschliessen sind, nicht in Betracht kommt. Die Umfänge wurden mit Hilfe eines flachen Holzringes bezeichnet, welcher an einer geraden, aufrechten Leitstange verschiebbar und mittelst Wasserwaage horizontal zu stellen war. Dieselben stehen senkrecht zur jeweiligen Achsenrichtung des Halmes. Uebrigens ist die Krümmung abgesehen von der Basis, wo der Halm in das Rhizom übergeht und wo es auf ganz genaue Dimensionen überhaupt nicht ankommt, gering und bedingt keine zu sehr störenden Fehler.

Ich muss hier auch die Frage der Dimensionsänderungen durch Austrocknung berühren. Als der Halm in meinen Besitz kam, war er noch ziemlich frisch, was aus dem noch nicht ganz vertrockneten jüngeren Gewebe einiger Innovationsknospen hervorging, welche ich behufs Untersuchung der Blattstellung aus dem Rhizom nahm. Es wurden damals sofort Messungen angestellt und seitdem mehrfach wiederholt. Dieselben beweisen zwar ein gewisses Schwinden, doch sind die Unterschiede gegenüber den früheren Messungen sehr gering und für unsere ganze Untersuchung so gut wie ohne Bedeutung. Um ein Beispiel anzuführen, hatte ich den Umfang des Halmes bei cm 200 früher zu 22,3 cm gemessen, jetzt misst er 22,2 cm; bei cm 110 früher 22,3 cm, jetzt

22,15 cm. Letzterer Unterschied war der grösste gefundene. In der Länge ergaben sich gar keine Unterschiede. Immerhin sind kleine Differenzen vorhanden, infolge dessen sind gar keine der ursprünglich erhaltenen Maasse hier benützt, sondern ausschliesslich solche, welche in dem letzten Jahr, nachdem der Halm längst vollkommen unveränderlich geworden war, genommen wurden.

Sehr schwierig gestaltete sich die Aufgabe, die Gestalt des spiraligen Internodialfeldes festzustellen, was nöthig schien, um einen tieferen Einblick in den Verlauf des Vorganges und namentlich auch die Spannungsverhältnisse zu erlangen. Besonders kam es darauf an, zu wissen, ob dasselbe im abgerollten Zustande von kleinen localen Krümmungen abgesehen, im Gesammtverlauf geradrandig oder in der Fläche gekrümmt sei. Ebenso war festzustellen, ob und welchen Krümmungen die Längsfasern auf ihrem Spiralgange unterworfen sind. Es war mir ganz besonders darum zu thun, in die einschlägigen Verhältnisse der am regelmässigsten gestalteten, umgekehrt kegelförmigen unteren Hälfte des gedrehten Stückes Einblick zu gewinnen, weil gerade hier die wesentlichsten Anhaltspunkte für den mechanischen Vorgang zu finden sein mussten. Bei Weitem der grösste Theil des Folgenden bezieht sich daher auf dieses Halmstück.

Es wurden zu diesem Zwecke kürzere Stücke schmälerer und breiterer Papierbänder längs der festzustellenden Richtungen angelegt, in der richtigen Lage an einander geklebt und entsprechende Merkpunkte auf der Halmoberfläche wie dem Bande aufgetragen. Indessen führte das zu keinem befriedigenden Ergebniss. Wurde die Methode nur ein wenig variirt, so ergaben sich oft ganz entgegengesetzte Resultate. Nach längeren vergeblichen Bemühungen formte ich die Oberfläche einfach plastisch ab mittelst eines unelastischen, weichen Materials. Der so gewonnene Mantel wurde dann je nach Bedürfniss aufgeschnitten. Am geeignetsten erwies sich nicht zu dickes, gutes Filtrirpapier. Dasselbe wurde entweder in breiteren Stücken, oder in schmäleren Bändern, in zwei Lagen übereinander um den Halm gewickelt und erst mit den Händen, dann mit dünnem festumwickelten Faden möglichst angepresst. Hierauf wurde es mit einem nassen Schwamme angedrückt, beziehentlich damit leicht angeklopft, so dass es allen Einsenkungen und Vorsprüngen sich anlegen konnte. Schliesslich wurde der Halm mit seinem nassen Fliesspapiermantel bis zum völligen Trocknen ein bis zwei Tage stehen gelassen. Vor und während des Aufschneidens

(nach Entfernung der Bindfäden) wurden mit dickem Gummi, event. mit Siegellack, freie Ränder, welche sich abzulösen neigten, angeklebt. Auf diese Weise erhielt ich ein möglichst getreues Abbild der Halmoberfläche.

Ich musste indessen auch hier noch Vorsicht walten lassen, wiederholt neue Mäntel anfertigen und zur Controle Zerschneidungen nach verschiedenen Richtungen vornehmen, denn die Oberfläche des Internodialfeldes ist in der Faserrichtung nicht ganz eben, sondern unten ein wenig gewölbt, oben etwas eingezogen. Dazu kommt noch die fortlaufende ein wenig hervortretende Kante dicht unterhalb der Insertionsspirale („Grenzkante“, vgl. Fig. 15 Taf. IX), welche die Grenze der aneinander stossenden Umgänge bildet. Infolge dieser Unebenheiten krümmte sich der als Spiralband aufgeschnittene und abgerollte Mantel je nach der gewählten Schnittlinie in gerade entgegengesetzter Weise, wenn auch in weit geringerem Grade, als bei dem Versuch mit Papierbändern. Das Band musste entweder ganz gerade, d. h. geradrandig oder so schwach gekrümmt sein, dass ein Nachweis infolge der Unregelmässigkeiten unmöglich war (vgl. Fig. 4 Taf. VII).

Bedeutend weniger Schwierigkeiten machte die Feststellung des Faserverlaufs, nachdem die wulstförmige Aufbauchung des Internodialbandes nahezu senkrecht zur Faserrichtung verläuft. Die Aufnahme des Faserverlaufs bestätigte das Resultat der Aufnahme des Insertionsverlaufs, dass letzterer sich, wenn der Mantel des annähernd umgekehrt kegelförmigen unteren Halmstückes vollkommen in eine Ebene abwickelbar wäre, einer geraden Linie wenigstens sehr nähern müsste. Die Krümmung der Halmfaser zeigt in ihrem Gesammtverlauf Aehnlichkeit mit derjenigen der orthogonalen Trajectorien eines geodätischen[2]) Bandes eines Kegels. Sie weicht aber insofern ein wenig von derselben ab, als letztere zu einander genau concentrisch sind, also überall gleichen Abstand haben, wogegen die Fasercurven sich nach der Mitte des Halmes ein wenig von einander entfernen. Der Halmspitze zu nähern sie sich wieder. Durch dieses Auseinanderweichen zeigen sie im unteren Halmstück eine gewisse Aehnlichkeit mit archimedischen Schraubenlinien, soweit sich dies unter vorliegenden Verhältnissen beurtheilen lässt. Dem entsprechend dürfte die nicht direct nachweisbare schwache Krümmung der Insertionslinie sich der einer hyperbolischen Spirale nähern.

---

1) Vgl. den Anhang zu „Geometr. Betracht.“, Abschn. V.

Die Krümmung des Gesammtverlaufs der Halmfaser liess, wie gesagt, nur die obigen Annahmen zu. Dieselben fanden übrigens auch noch in der Weise eine Bestätigung, dass über kürzeren Halmstücken ohne besondere Unregelmässigkeiten geschlossene Kegelmäntel aus Schreibpapier angelegt werden konnten, welche zwar nicht die Oberfläche der Vertiefungen berührten, aber der etwas vorspringenden spiraligen Grenzkante, beziehungsweise dem dickeren Theil des Internodialbandes fast überall dicht anlagen. Längs der Kante bezeichnet, aufgeschnitten und abgerollt ergaben sich, abgesehen von starken localen Breiteschwankungen im Ganzen annähernd gleichmässig sich verbreiternde gerade Bänder.

Das Ergebniss der gesammten Messungen führte zum Resultat, dass das untere Stück des gedrehten Halmabschnittes annähernd umgekehrt kegelförmig, das mittlere ziemlich cylindrisch und das oberste ziemlich unregelmässig verjüngt ist. Ferner ergab sich, wie schon gesagt, dass das spiralige Band des Internodialfeldes im ersten Halmtheil im Gesammtverlauf annähernd geradrandig ist und von unten nach oben sich annähernd gleichmässig verbreitert. Am cylindrischen Halmstück verbreitert es sich noch weiter und die Verbreiterung setzt sich fort bis in den oberen abnehmenden Halmtheil. Dabei krümmt es sich zugleich in der Fläche mit nach oben gerichteter Concavität. Schliesslich verschmälert es sich und nimmt wieder annähernd gerade Richtung an, resp. krümmt sich zuletzt in umgekehrtem Sinne.

Grosse Schwierigkeiten bereitete auch das genauere Messen der Steigungswinkel der verschiedenen Spirallinien. Es wurde wiederholt und nach verschiedenen Methoden gemessen. Mittelst des horizontal gestellten flachen Holzringes wurden am senkrecht gestellten Halm die Umfänge direct auf die Oberfläche gezogen und an diese biegsame Winkelmesser angelegt. Zum Theil wurden kleinere Stücke der Halmoberfläche mit den betr. Winkeln direct auf Papier durchgepaust, was durch die der Faser folgenden feinen Austrocknungsrisse sowie den scharfen Blattinsertionsrand stellenweise ermöglicht war. Die Kreuzungswinkel der Fasern mit der Insertion wurden mit Papierwinkeln von T-förmiger Gestalt gemessen, und zwar in der Art, dass eine grössere Zahl solcher Winkel von allen vorkommenden Grössen ausgeschnitten wurden. Der richtige wurde jedesmal ausgesucht und bei der Messung wurden alle drei Arme genau an die Halmoberfläche angelegt. Auf diese Weise liess sich eine verhältnissmässige Genauigkeit erzielen. Die so gewonnenen Grössen sind gleichwohl nur als

annähernd richtig zu betrachten. Die Schwierigkeit, genaue Maasse zu erlangen, ist eben eine derartige, dass jede neue Messung wieder etwas anders ausfällt. Doch sind die Fehler nicht so gross, dass die aus den Zahlen gezogenen Schlüsse irgendwie an Unsicherheit litten.

Das Resultat der Messungen ist so gedrängt wie möglich in den folgenden beiden Tabellen zusammengefasst, zu welchen übrigens einige erläuternde Bemerkungen vorausgeschickt werden müssen: Die Tabellen befassen sich wesentlich nur mit dem Theile des Halmes, welcher spiralige Blattstellung besitzt. Die Höhenmarken 0—270 cm[1]) der senkrechten Reihe *A* in Tabelle I geben nicht die absolute Höhe des Halmes bei senkrechter Stellung, sondern die Entfernung der betreffenden Punkte auf der nicht ganz geraden Medianlinie der morphologischen Vorderseite. Es bedeutet die Null den Schnittpunkt der Mittellinie mit der untersten spiraligen Blattinsertion, also mit der Insertion von Blatt 1. Etwa bis zum 10. Centimeter ist die Halmbasis stark und bis zum 20. Centimeter schwächer gekrümmt. Von diesem Punkt an bildet die Mittellinie eine ziemlich gerade Linie. Die Medianlinie unterscheidet sich von einer vollkommen Geraden, welche die äussersten Punkte verbinden würde, durch 3,3 cm grössere Länge; der bei weitem grösste Theil dieses Unterschiedes fällt auf die starke Krümmung des Basalstückes zwischen cm 0 und cm 10. Das Halmstück von cm 20 bis cm 128,5 ist nach vorn ein wenig convex gekrümmt und zwar beträgt die stärkste Abweichung der Halmachse von der geraden Linie bei cm 79.5 : 2,55 cm. Das oberhalb cm 90 gelegene Stück ist fast ganz gerade, während das untere gleichzeitig nach rechts ein wenig convex gekrümmt ist. Die grösste Abweichung der letzteren Krümmung, zwischen cm 20 und cm 90, liegt bei cm 60,5 und beträgt 1,9 cm. Die Marke cm 20 befindet sich bei senkrechter Halmstellung 26,7 cm über der horizontalen Unterlage, die Marke cm 10 : 17 cm.

Bei Punkt cm 260,5 [2]) überschreitet die vordere Mediane die Blattinsertion 55 und damit die Grenze des spiralblättrigen und gedrehten Halmstückes. Der Punkt cm 270 fällt bereits auf das anschliessende, normal gestreckte Internodium.

Trotz der an sich ungenauen Art der Messung gab die ange-

---

1) Vgl. hiezu Fig. 1, wo die beigefügten Maassstäbe die betreffenden Höhen von cm 10 bis cm 270 angegeben (vgl. auch Fig. 8 und Erklär.).

2) Vgl. die Vorderansicht dieses Halmstückes in Fig. 2*a*. Auf der in Fig. 1 dargestellten Rückseite reicht die schief gestellte Insertion von Blatt 55 um $2^1/_2$ cm höher aufwärts, also bis cm 263.

wendete Methode relativ die besten Anhaltspunkte. Es begreift sich das sofort, wenn man überlegt, dass die Halmachse selbst nicht direct messbar war und höchst complicirte Messungen und Berechnungen hätten vorgenommen werden müssen, um alle Maasse auf sie zu beziehen.

In der senkrechten Zeile *B* der Tabelle I sind die Umfänge von 10 zu 10 cm angegeben. Zeile *C* enthält die Entfernungen, welche je zwei sich entsprechende Punkte der nämlichen Faser in aufeinanderfolgenden Internodialbandumgängen trennen (vgl. Fig. 8 und Figurenerklärung), oder richtiger: die Entfernungen der aufeinanderfolgenden Faserabschnitte senkrecht zu ihrem Verlaufe. Sie geben den „Umfang" an, welchen der Halm an der betr. Stelle ausschliesslich durch „Faserbreitenwachsthum" (das tangentiale Wachsthum normal zur Faserrichtung) erreicht hätte[1]). Diese Entfernungen sind im unteren Drittel (Zeile *C*1) und im oberen $^5/_7$ (Zeile *C*2) der Breite des Internodialfeldes gemessen.

Zeile *D* enthält die Steigungswinkel des Internodialfeldes oder vielmehr richtiger der Insertionsspirale. Dem Steigungswinkel jedes beliebigen Punktes der Insertionsspirale entspricht der Steigungswinkel des ihm auf der entgegengesetzten Halmseite gegenüberliegenden Punktes der Medianlinie des Internodialfeldes, denn diese Medianlinie bildet die gleiche Spirale wie die Insertionslinie selbst.

Zeile *E* gibt den Cosinus der Grössen der Zeile *C*, bezogen auf die zugehörigen Steigungswinkel der Zeile *D*, mit anderen Worten die Grösse der Projection auf den zugehörigen Halmumfang.

Es geben diese Grössen an, welchen reellen Antheil das zur Faser normal gerichtete tangentiale Wachsthum an dem schliesslichen Gesammtumfang hat.

Zeile *E*1 gibt diesen Antheil für die Maasse von *C*1. Die Grössen dieser Reihe geben nahezu den reellen Antheil des zur Faser normalen tangentialen Wachsthums für den betreffenden Halmtheil an. Sie sind ein wenig grösser angegeben, als sie wirklich messen, weil der obere Theil des Internodialfeldes ein geringeres tangentiales Wachsthum zeigt und das Maass des wirklichen Halmumfanges ein wenig herabdrückt. Um die Tabelle nicht allzusehr anzuschwellen, verzichte ich aber darauf, die geringen Differenzen besonders einzufügen. Zeile *E*2 gibt den gleichen Antheil für die Maase von *C*2, also für das ge-

---

1) Ueb. d. Wachsthumsbezieh. vgl. V. p. 291; üb. Radialwachsth. vgl. ebenda Anm. und II. 1 und 3.

ringere Dickenwachsthum, welches der obere Theil des Internodialfeldes zeigt.[1])

Zeile *F* gibt die Differenz zwischen den letztgenannten Grössen und den entsprechenden wirklichen Halmumfängen (Zeile *B*), also den Antheil, welchen die Aufspreizung der Halmwand durch die Schiefstellung und Verlängerung sowie Verbreiterung der Faser an dem Gesammtumfang hat. Die Zahlen geben gleichzeitig die Grösse der Horizontalprojection der entsprechenden Halmfaserabschnitte, resp. den Cosinus derselben, bezogen auf ihren Steigungswinkel.

Die letzte Zeile *G* endlich gibt die Kreuzungswinkel von Faser und Insertionsspirale, und zwar sind es die gegen die Halmbasis resp. Spitze offenen Kreuzungswinkel. Dieselben sind die Mittel aus je zwei Messungen auf gegenüberliegenden Halmseiten. Dieselben beziehen sich auf den Gesammtverlauf der Faser in dem betreffenden Halmstück, also auf die kürzeste („geodätische") Verbindungslinie der beiden Schnittpunkte einer bestimmten Faser mit je zwei aufeinanderfolgenden Insertionsumgängen; ferner auf den mittleren Verlauf (geodätische Linie) der entsprechenden Insertionsstücke auf je $^1/_2$ Umgang. Im Allgemeinen beträgt dieser Kreuzungswinkel im Durchschnitt etwa $94^1/_2{}^0$. Der „Neigungswinkel" der Faser in Bezug auf die Längsrichtung des Halmes (also die jeweilige „Mantellinie") ergibt sich leicht aus dem entsprechenden Steigungswinkel der Insertion, wenn man die 90^0 übersteigende Zahl der Grade des Kreuzungswinkels hinzuaddirt. Der Steigungswinkel der Faser ergänzt ihren Neigungswinkel zu 90^0.

Zu Tabelle II ist zu bemerken, dass hier alle Maasse auf der morphologischen Vorderseite des Halmes längs dessen Mittellinie genommen wurden. Die Bandbreiten in Reihe *K* sind die durch die Insertionsumgänge abgeschnittenen Stücke der Mittellinie, also die Differenzen je zweier benachbarter Grössen der Reihe *H*. Die Bandbreite in Reihe *L* gibt die Länge der geodätischen Linie an, welche die Mitte des jeweiligen Stückes der Mittellinie schneidet und die benachbarten Umgänge der Insertionsspirale auf dem kürzesten Wege verbindet. Sie fällt mit der Faserlinie nahezu zusammen.

Die spiralige Blattinsertion 1 beginnt rechts hinten an der Halmbasis und hat am Nullpunkt (= Schnittpunkt der Insertionsspirale mit der vorderen Mediane) $^5/_8$ Umfang erreicht. Demnach erreicht

---

1) Der Einfluss dieses verschiedenen zur Faser normalen tangentialen Wachsthums auf den wirklichen Umfang verhält sich etwa wie 2 : 1.

das von der Insertionsspirale begrenzte Band hier resp. am nächst höheren Umgang der Insertionsspirale — genauer an dem die beiden Punkte cm 0 und cm 2,4 (s. Reihe *I* unten!) verbindenden Stück der Mittellinie — ebenfalls $^5/_8$ Umgang; zwischen cm 2,4 und cm 4,6 erreicht es $1^5/_8$ Umgang u. s. w. Die beiden Tabellen ergänzen sich gegenseitig. Alle Längenmaasse sind in Centimetern und alle Winkelmaasse in Graden angegeben.

Um die Tabellen nicht ins Unabsehbare anzuschwellen, musste ich die Angaben auf das Nothwendigste beschränken. Freilich treten dadurch gerade auch die Unregelmässigkeiten stärker hervor und verdecken doch etwas das im Ganzen auffallend regelmässige Verhalten. Es liess sich das aber nicht ändern, wenn ich nicht beispielsweise statt der Bandbreiten auf einer Längslinie mindestens diejenigen auf vier Längslinien eingefügt hätte. Aehnlich ist es mit den übrigen Maassen. Nur für die Steigungswinkel der Insertionsspirale sind, wie schon erwähnt, die mittleren Grössen angegeben, da hier die localen Unregelmässigkeiten zu häufig sind.

Zu den angewendeten Bezeichnungen ist zu bemerken, dass, nachdem keine einzelnen Internodien in dem gedrehten Halmtheil existiren, das ununterbrochene Wandstück, welches sich zwischen den Umgängen der spiraligen Blattinsertionslinie befindet, Internodialfeld oder Internodialband genannt wird. Die Blattinsertionen sind, abgesehen von denen der unteren vier getrennten Knoten der Halmbasis, mit fortlaufenden Nummern von 1—56 bezeichnet. Die Insertionen 1—54 bilden die Spirale. Blatt 55, dessen Enden sich in normaler Weise decken, schliesst das gedrehte Halmstück ab und das normal ausgebildete Blatt 56 trennt die beiden Internodien des normal gestreckten obersten Stückes.[1]) Zu den in den mechanischen Betrachtungen benützten Bezeichnungen ist zu bemerken, dass ich die Zugspannung auch als positiv bezeichne, da sie mit einer Verlängerung des gespannten Körpers verbunden ist, die Druckspannung als negativ, da durch sie der gespannte Körper verkürzt wird. Die Verkürzung stellt gewissermaassen eine negative Verlängerung dar.

---

1) Vgl. hiezu Figg. 18 *a* und *b*.

Tabelle I.

A	*B*	*C*		*D*	*E*		*F*		*G*	Bemerkungen
Höhenmarke in cm	Umfänge, normal zur Längsachse	Umfänge, normal zur Faser 1: im unteren $^1/_3$ des Internodialbandes	Umfänge, normal zur Faser 2: im oberen $^5/_7$ des Internodialbandes	Steigungswinkel der Insertionsspirale	Cosinus der Grössen von *C* für die Winkel in *D* 1: Cosinus von *C*1	Cosinus der Grössen von *C* für die Winkel in *D* 2: Cosinus von *C*2	Differenz der Grössen von *B* und *E* 1: Differenz zwischen *B* und *E*1	Differenz der Grössen von *B* und *E* 2: Differenz zwischen *B* und *E*2	Kreuzungswinkel zw. Faser und Insertionsspirale	
270	16,0									Normal gestrecktes Internodium. Nach aufwärts gleich dick bleibend.
260	18,5								68^0	Bei 260,5 cm erste normal gestellte Insertion. Diese steht etwas schief (morph. Rückseite: 262,5 cm) und schnürt den Halm etwas ein. Dicht oberhalb derselben 15,7 cm Halmumfang.
250	20,45	18,0	17,3						$94^3/_4{}^0$	Zwischen cm 256,5 und cm 259,6 **S**-förmige Krümmung der Insertion. Kreuzungswinkel bei 259 cm 46^0 30′.
240	21,5	18,8	17,5	23^0	17,31	16,11	4,19	5,39	95^0	
230	21,2	17,85	17,7	$25^1/_2{}^0$	16,11	15,98	5,09	5,22	100^0	
220	20,9	18,85	17,7	27^0	16,8	15,77	4,1	5,13	$93^1/_2{}^0$	Bei cm 222 besonders stark vortretender Wulst. Unterh. desselben auf $^2/_5$ Halmumfang Steigungswinkel der Insertionsspirale 30^0.
210	22,0	18,7	17,2	29^0	16,36	15,04	5,64	6,96	$95^1/_4{}^0$	
200	22,2	18,35	17,8	28^0	16,2	15,72	6,0	6,48	95^0	
190	22,5	18,9	17,7	28^0	16,69	15,63	5,81	6,87	95^0	
180	22,0	18,75	17,9	27^0	16,71	15,95	5,29	6,05	$94^3/_4{}^0$	
170	22,1	19,4	17,9	26^0	17,44	16,09	4,66	6,01	$95^1/_4{}^0$	
160	22,8	19,35	18,25	28^0	17,09	16,11	5,71	6,69	$95^1/_4{}^0$	
150	23,0	20,1	19,0	$26^1/_3{}^0$	18,01	17,03	4,99	5,97	$93^1/_2{}^0$	

A	*B*	*C*		*D*	*E*		*F*		*G*	Bemerkungen
Höhenmarke in cm	Umfänge, normal zur Längsachse	Umfänge, normal zur Faser		Steigungswinkel der Insertionspirale	Cosinus der Grössen von *C* für die Winkel in *D*		Differenz der Grössen von *B* und *E*		Kreuzungswinkel zw. Faser und Insertionsspirale	
		1	2		1	2	1	2		
		im unteren 1/3 des Internodialbandes	im oberen 5/7 des Internodialbandes		Cosinus von *C*1	Cosinus von *C*2	Differenz zwischen *B* und *E*1	Differenz zwischen *B* und *E*2		
140	23,2	19,9	18,9	26^0	17,89	16,99	5,31	6,21	$95^1/_4{}^0$	
130	22,9	20,55	19,1	25^0	18,56	17,25	4,34	5,65	$94^3/_4{}^0$	
120	22,85	20,5	19,6	$24^1/_4{}^0$	18,69	17,87	4,16	4,98	$92^1/_2{}^0$	
110	22,15	20,1	19,3	24^0	18,36	17,63	3,79	4,52	95^0	
100	22,15	19,85	19,1	$23^1/_2{}^0$	18,20	17,52	3,95	4,63	$92^1/_2{}^0$	
90	21,8	19,5	18,9	22^0	18,08	17,52	2,72	4,28	$94^1/_4{}^0$	
80	21,4	19,2	18,7	$21^1/_2{}^0$	17,86	17,4	3,54	4,0	94^0	
70	21,2	18,7	18,5	$21^1/_2{}^0$	17,4	17,12	3,3	4,08	94^0	
60	20,7	18,5	18,2	21^0	17,27	16,99	3,43	3,71	94^0	
50	20,7	18,4	17,75	20^0	17,29	16,68	3,41	4,02	$93^1/_4{}^0$	
40	20,55	18,2	17,9	20^0	17,11	16,82	3,44	3,73	$95^1/_4{}^0$	
30	20,65	18,15	17,8	19^0	17,16	16,83	3,49	3,82	$95^1/_2{}^0$	
20	20,75	18,2	17,8						$96^1/_2{}^0$	
10	20,85								82^0	Bei cm 16 bildet die Insertion ein nach oben offenes Knie oberhalb des extraspiralen Blattes 6*a*. Zwischen cm 8 und cm 11 umgekehrt **S**-förmige Krümmung der Insertion beim Beginn der Streckung. Die stark umgebogenen Fasern schneiden die Insertion unter einem 1 R. sich nähernden Winkel.
0	26,5								90^0	

Tabelle II.

H Kreuzungspunkte der vorderen Medianlinie mit den Umgängen der Blattspirale	*I* Fortlaufende Nummer der Umgänge des Internodialbandes	*K* Bandbreite in der Längsrichtung des Halmes	*L* Bandbreite normal zu seiner Länge	
260,5 cm	$28^5/_8$	3,0 cm	3,0 cm	Faserverlauf längsgerade.
257,5 „	$27^5/_8$	11,6 „	9,0 „	Faserverlauf längsschief. (Halm gedreht.)
245,9 „	$26^5/_8$	8,7 „	8,5 „	do.
237,2 „	$25^5/_8$	11,6 „	9,75 „	do.
225,6 „	$24^5/_8$	11,85 „	10,2 „	do.
213,75 „	$23^5/_8$	12,8 „	11,2 „	do.
200,95 „	$22^5/_8$	12,05 „	10,75 „	do.
188,9 „	$21^5/_8$	12,0 „	10,8 „	do.
176,9 „	$20^5/_8$	11,3 „	10,0 „	do.
165,6 „	$19^5/_8$	11,7 „	10,75 „	do.
153,9 „	$18^5/_8$	11,25 „	10,1 „	do.
142,65 „	$17^5/_8$	11,35 „	9,85 „	do.
131,3 „	$16^5/_8$	10,45 „	9,75 „	do.
120,85 „	$15^5/_8$	10,0 „	9,3 „	do.
110,85 „	$14^5/_8$	9,75 „	8,75 „	do.
101,1 „	$13^5/_8$	9,3 „	8,1 „	do.
91,8 „	$12^5/_8$	9,05 „	8,3 „	do.
82,75 „	$11^5/_8$	9,4 „	8,75 „	do.
73,35 „	$10^5/_8$	8,1 „	7,65 „	do.
65,25 „	$9^5/_8$	8,0 „	7,2 „	do.
57,25 „	$8^5/_8$	7,85 „	7,25 „	do.
49,4 „	$7^5/_8$	8,2 „	7,65 „	do.
41,2 „	$6^5/_8$	7,15 „	7,1 „	do.
34,05 „	$5^5/_8$	7,1 „	7,0 „	do.
26,95 „	$4^5/_8$	7,6 „	7,2 „	do.
19,35 „	$3^5/_8$	6,55 „	6,5 „	do.
12,8 „	$2^5/_8$	8,2 „	8,1 „	do.
4,6 „	$1^5/_8$	2,2 „	2,2 „	Faserverlauf längsgerade.
2,4 „	$^5/_8$	2,4 „	2,4 „	do.
0 „				

II.

Die Beweise für die „Braun'sche Zwangsdrehung" des gedrehten Bambushalmes.

Der Beschauer des gedrehten Halmes hat, wie schon gesagt, sofort den Eindruck einer echten Zwangsdrehung im Braun'schen Sinne, indessen ist auch noch mit zwei weiteren Möglichkeiten zu rechnen. Es könnte vielleicht geltend gemacht werden, dass die spiralige Blattstellung durch die Drehung des Stammes bedingt sei, oder dass Drehung und Blattstellung zufällig zusammentreffende, gemeinsame Folgen einer dritten unbekannten Ursache seien.

Für letztere Annahme ist gar kein Anhaltspunkt gegeben. Sie wird übrigens mit dem Beweis anderen Verhaltens ohnehin ausgeschlossen. Unter den beiden anderen Möglichkeiten kann die Wahl nicht schwer fallen. Der unterste Internodialfeldumgang ist nicht gedreht und hat gleichwohl spiralige Blattstellung. Letztere, richtiger gesagt die spiralig fortschreitende Verwachsung der Blätter, kann somit nicht durch die Drehung bedingt sein. Umgekehrt kann auch die spiralige Blattverwachsung allein für sich nicht die Drehung bedingt haben. Wie sich aus den anschliessenden Halmtheilen ergibt, beginnt die Drehung erst mit der Streckung des Internodialfeldes, wächst und nimmt ab in inniger Beziehung mit ihr. Bei der internodialen Streckung wurde offenbar durch die verwachsenen Blattinsertionen resp. das mit ihnen entstandene Wendeltreppendiaphragma schief tangentiale Zugspannung und dadurch spiralig schiefe Faserstellung — Drehung des Halmes — hervorgerufen. Die Erscheinungen, welche der gedrehte Halm zeigt und welche sich nur durch die Annahme Braun'scher Zwangsdrehung erklären lassen, beziehungsweise diese Drehung erzeugen mussten, sind folgende:

§ 1. Der Bau des Diaphragmas und der Halmwand.
§ 2. Der Faserverlauf und sein Verhältniss zur Insertionsspirale.
§ 3. Die Dickenverhältnisse des Halmes.
§ 4. Die Unregelmässigkeiten in der Gestalt des Internodialfeldes.
§ 5. Die Gewebezerreissungen.
§ 6. Die Blattstellung.

Soweit die Tabellen I und II nicht schon hinreichende Auskunft geben, werde ich nunmehr diese Punkte einzeln zur Besprechung bringen.

§ 1.

Der Bau des Diaphragmas und der Halmwand.

Die Wand des gedrehten Halmstückes bildet, wie beim normalen Bambus, unter plötzlicher radialer Dickenzunahme die Ansatzzone für das nach innen stark vorspringende Diaphragma (s. Fig. 16 Taf. IX). Auf einem der Faser folgenden, zur Halmachse schiefen, radialen Längsschnitt aus der Mitte des Halmes erscheint das die Diaphragmaplatte tragende Wandstück, dessen Grenze durch die nach innen bogig gekrümmt verlaufenden Fibrovasalbündel bezeichnet wird, etwa 8 mm dick und 15 mm hoch. Darauf sitzt die anfangs nach Innen rasch dünner werdende Gewebeplatte, deren Dicke bei ca. 12 mm Entfernung von der Halmoberfläche nur mehr ca. 3 mm beträgt. Von hier aus verdünnt sie sich allmählich und endigt, wo sie nicht zu sehr zerrissen ist, mit stumpfer Schneide frei in der Halmhöhlung. Diese im ganzen dünne Gewebeplatte ist im Durchschnitt zwischen 20—25 mm breit, manchmal übrigens noch breiter (an einer Stelle sogar bis 40 mm). Der anatomische Bau des Diaphragmas und der Gefässbündelverlauf in demselben, sowie in der Nodalzone der Halmwand entspricht im Allgemeinen demjenigen der normalen Bambushalme, abgesehen von den Eigenthümlichkeiten, welche der freie Rand der Platte in der Halmhöhle bedingt. Der Gefässbündelverlauf schliesst sich bei den Bambusen überhaupt sehr nahe an denjenigen bei Zea Mais[1]) an, soweit das bei der Ausbildung von Internodialhöhlen, welche Zea fehlen, möglich ist. Sonstige Unterschiede im Bündelverlauf gegenüber normalen Halmen von Bambusa vulgaris waren an dem gedrehten Exemplar nicht nachzuweisen.

Das Gewebe des Diaphragma besteht aus ziemlich kleinzelligem, lockerem und zumeist dünnwandigem Parenchym, in welches eine grosse Zahl von Fibrovasalsträngen mit starken Sicheln von dickwandigem Bast eingebettet sind. Die ganze Oberfläche desselben ist mit einer mehrfachen Schicht von stark verdickten sklerenchymatischen Zellen bedeckt, welche gegen den freien Innenrand nahezu die doppelte Dicke erreicht. Hier treten auch zerstreute Sklerenchymzellnester im dünnwandigen Parenchym auf. Eine grosse Zahl von Bündeln zieht in annähernd horizontaler Richtung in der oberen Nodalzone der Wand zwischen den längsangeordneten eigentlichen Wandbündeln hindurch radial bis ins Diaphragma, verläuft in dessen peripherischstem

---

1) Falkenberg, Vgl. Unters. ü. d. Bau d. Veget.-Org. der Monocotyl. Stuttgart 1876.

Theil zumeist erst eine längere Strecke tangential und biegt dann unter den mannigfaltigsten Krümmungen und Verschlingungen bald mehr radial, bald mehr tangential ins Innere der Platte ein. Aus der unteren Nodalzone der Wand treten ebenfalls eine Anzahl von Bündeln in radial aufsteigender Richtung ein. Im innersten Theil gegen den freien Rand zu, ist der Bündelverlauf ein fast rein tangentialer. Die innersten Bündel verlaufen an den untersuchten Stellen in einfacher Schicht inmitten des Grundgewebes, etwas weiter nach aussen verlaufen sie, ziemlich dicht angeordnet, zu 3—4 über einander mit nur schmalen parenchymatischen Zwischenschichten. Durch zahlreiche Verschlingungen und Anastomosen ist ein förmliches Netz hergestellt. So bildet das Diaphragma mit seiner Sklerenchymhülle und seinen tangential gerichteten Fibrovasalbündeln eine sehr feste Gewebeplatte, welche tangential oder längs wirkendem Zug in allen ihren Theilen, besonders aber auch an ihrem inneren freien Rand, sehr bedeutenden Widerstand entgegensetzte. Die Verwachsungsstelle der sich deckenden Blattenden, beziehungsweise der ihnen zugehörigen Diaphragmastücke, ist nicht erkennbar.

Genauerer Untersuchung zugänglich ist das schraubige Diaphragma nur an den Halbirungsschnittflächen [1]) und so weit man von hier aus in die spiralige Höhlung des Halmes hineinsehen kann. Dass es aber in gleicher Weise bis an die Basis und Spitze des gedrehten Halmes verläuft, ergab sich aus dem Versuch, kleine Kugeln von bis zu $1^1/_2$ cm Durchmesser durch den Spiralgang rollen zu lassen, wobei man den Lauf der Kugeln auf seinem ganzen Wege nach dem Tone deutlich verfolgen kann. Ausserdem zeigte sich das gleiche Verhältniss an einigen Stellen, wo behufs näherer Untersuchung kleinere Internodialwandstücke ausgesägt wurden. Auf weiteres Öffnen wurde im Interesse der Erhaltung des Objectes verzichtet, da die zugänglichen Theile genügende Anhaltspunkte boten.

Im Gegensatz zum Diaphragma zeigt die anstossende Nodalportion der eigentlichen Halmwand keine besonders ausgiebige Verfestigung gegen tangentialen Zug, abgesehen von einer Anzahl der hier von Aussen in den Halm eintretenden radialen Bündel, welche bereits in der äusseren Wandschicht ein Stück weit tangentiale Richtung einschlagen und stellenweiser tangentialer Anastomosen. Die tangentiale Versicherung beruht wesentlich auf der festen Verbindung mit dem überaus festen Diaphragma.

---

1) Vgl. Fig. 3 *a* u. *b* Taf. VII.

Die internodiale Halmwand des gedrehten Abschnittes zeigt gewisse Verschiedenheiten gegenüber normalen Internodien. Während im normalen Halm, abgesehen von den untersten Internodien, die Wanddicke sich nur sehr langsam ändert, d. h. nach oben abnimmt, findet beim Uebergang vom gedrehten zum ungedrehten obersten Stück eine auffallend rasche Abnahme statt. Die Wand der gestreckten Internodien misst 3,4—3,6 mm, während dieselbe im nächst benachbarten gedrehten Theil ca. 4,6 mm misst und nach abwärts noch etwas weiter, wenn auch sehr langsam, zunimmt.

Ein normaler Halm von Bambusa vulgaris, den ich der Länge nach median spaltete, ergab, abgesehen von gewissen Unregelmässigkeiten, welche oft auf dem nämlichen Querschnitt sich zeigen, folgendes: Die Wanddicke der Internodien nimmt von unten nach oben sehr langsam und gleichmässig ab. Die geringste Wanddicke findet sich durchgehends in der Internodiumsmitte, manchmal freilich auch in dessen oberer Partie. Nach abwärts nimmt die Wanddicke etwas mehr, nach aufwärts etwas weniger zu. Im gedrehten Halm zeigt sich dagegen in den gedrehten Teilen durchgehends die untere Internodialzone etwas stärker verdickt als die obere. Das gestreckte Internodium dagegen verhält sich normal.

Die mikroskopische Untersuchung ergab auf Querschnitten durch die betreffenden Wandtheile, dass in der oberen Zone des Internodialbandes die Fibrovasalbündel im Allgemeinen etwas dichter angeordnet und in radialer Richtung etwas mehr gestreckt, in tangentialer etwas mehr verschmälert sind, als in der unteren Zone. Die einzelnen Elemente lassen zwar keinen ganz sicheren Unterschied der Form erkennen, weder innerhalb der Bündel noch im parenchymatischen Grundgewebe, nur erscheint letzteres in der unteren Zone um einen geringen Betrag dickwandiger. Der Unterschied in der Gestalt des Querschnittes der Bündel tritt übrigens nur in der äusseren Wandschicht hervor. Querschnitte aus entsprechenden Internodialzonen normaler Halme zeigten ihn nicht. In der Nodalportion der Wand waren übrigens keine sicheren Unterschiede zwischen dem gedrehten und normalen Halme festzustellen.

§ 2.

Der Faserverlauf und sein Verhältniss zu den Blattinsertionen.

Bevor ich die wesentlichen Momente hervorhebe, muss ich in Kürze auf die Möglichkeit eingehen, den Verlauf der Längsfaser äusserlich am Halme nachzuweisen. Die Halminternodien zeigen bei

genauerer Betrachtung feine parallele Rillen, welche gerade noch für das blosse Auge sichtbar sind und längs der normalen Internodien genau longitudinal verlaufen. Diese Rillen entsprechen in den gedrehten wie den nicht gedrehten Halmstücken genau der Faserrichtung, wie die makro- und mikroskopische Untersuchung lehrt. Dieselben sind nicht ganz gleichweit von einander entfernt, 4—6 gehen auf 1 mm. Minimale Abweichungen sind bei der Verfolgung nicht ausgeschlossen, besonders an den Knoten, wo Unterbrechung stattfindet. Indessen finden sich beiderseits der Knoten schwache Längsrinnen in grosser Zahl, welche feinen Sprüngen entsprechen, welche das Gewebe unterhalb (resp. innerhalb) der Blattinsertionen, zum Theil auch diese selbst durchsetzen. Sie bieten weitere sichere Anhaltspunkte. Die Rillen entsprechen dem Wechsel von oberflächlichen Sklerenchymbündeln mit schmalen Streifen parenchymatischen Gewebes.

Wie schon in der allgemeinen Beschreibung erwähnt, ist der Halm an seiner etwas gekrümmten Basis, wo die Blätter, wenn auch abnorm, doch nicht spiralig angeordnet sind, nicht gedreht. Die Rillen verlaufen hier der Länge nach, ausser wo sie durch die mächtig entwickelten Innovationsknospen auf die Seite gedrängt wurden. Auch nach Beginn der spiraligen Blattstellung ist noch keine Andeutung von Halmdrehung zu bemerken, so lange das Internodialfeld kurz bleibt. Dies dauert durch $2^1/_8$ Umgänge bis jenseits der Achselknospe des 5. Blattes der Spirale (median hinten vgl. Fig. 1 *a*). Dann aber tritt plötzlich und ohne Uebergang, gleichzeitig mit stärkerer Streckung steiles Ansteigen der Insertionsspirale mit Krümmung und Schiefstellung der Faser, also Drehung des Halmes ein. Der Steigungswinkel der Insertionsspirale nimmt von diesem Punkte an im Allgemeinen zu bis über die Halmmitte und nimmt am oberen Ende schliesslich wieder ab. Seine mittlere Grösse für je einen Umgang, gemessen längs der Mediane der Vorderseite, ist in der Tabelle I angegeben. Im Einzelnen ergeben sich aber für kürzere Strecken sehr bedeutende Schwankungen. Vor Allem erreicht die Steigung zu Anfang und wieder am obersten Ende ungemein hohe Werthe. Zwischen diesen beiden Extremen, welche gar nicht in die Tabelle aufgenommen sind, finden kleinere Schwankungen statt.

Kurz vor dem Beginn der Streckung steigt die Blattinsertion unter einem Winkel von 8—10° an, das Internodialfeld ist nur ca. 1 cm hoch und der Faserverlauf longitudinal, dann steigt mit einem Male die anodische Insertionshälfte des 5. Blattes in einer steilen, nach oben convexen Krümmung unter einem anfänglichen Winkel von nicht

weniger als 70° an. Dieser Winkel vermindert sich dann freilich wieder nach einem halben Umgang auf ca. 13—14°, um von da, wenn auch langsamer, neuerdings und zwar gleichmässig zu steigen. Mit der plötzlichen Zunahme des Steigungswinkels der Insertionsspirale verbreitert sich das Internodialfeld auf das $6^1/_2$fache, dabei krümmen sich die bisher der Längsachse parallelen Fasern ebenso plötzlich stark nach links, indem sie der steilen Insertion zustreben und sie unter nahezu 90° treffen. Zuletzt läuft die Blattspirale mit dem anodischen Ende des 54. Blattes im letzten viertel Umgang in **S**-förmiger Krümmung aus, indem sie sich an das normal inserirte 55. Blatt anlegt. Inmitten der letztgenannten Krümmung erreicht sie plötzlich wiederum einen Steigungswinkel von ca. 73°.

Ueber die Neigungswinkel der Faser, die Länge der letzteren in den verschiedenen Stücken des Internodialfeldes, dessen Maass in der Längsrichtung des Halmes, sowie den jeweiligen Halmumfang geben die Tabellen I und II hinlänglichen Aufschluss.

An den Stellen, wo Verzweigungsknospen im oberen Halmstücke ausgebildet sind, findet sich meist eine lokale Krümmung der Faser. Diese verdankt sichtlich der Knospe ihre Entstehung, ähnlich wie wir es noch viel ausgeprägter an den nicht gestreckten Internodien der Halmbasis sahen.

Ausser den durchgehenden geringen Abweichungen der Kreuzungswinkel von Faser und Insertion von einem Rechten, wie sie die Tabelle I angibt, findet man allgemein und zwar zunehmend mit der Verlängerung des Internodialfeldes folgendes Verhalten: Es erscheinen meist die beiden Winkel links von der verfolgten Faser ober- und unterhalb der Insertion etwas grösser, namentlich der untere. Dies ist natürlich nur durch eine schwache Krümmung der Faser selbst möglich. Zwischen je zwei Umgängen der Insertionsspirale verläuft die Faser nämlich nicht in gerader Linie, sondern in einer sanften Kurve, welche ihre Convexität nach rechts resp. oben kehrt.

Oefter finden sich kleine Aufbauchungen und Einziehungen der Halmwand, welche lokal etwas stärkere Störungen bedingen und welche mit den noch zu besprechenden Einrissen der Diaphragmaplatte, gelegentlich auch mit Drehungen der dadurch entstandenen, Bruchstücke um eine der Insertionslinie parallel gerichtete Achse zusammenhängen. Was die Beziehungen zwischen den zunehmenden und abnehmenden Winkeln der Insertionspirale und Fasern einerseits und der Länge und Dicke der Internodialfeldumgänge andererseits anlangt, so geben auch hierüber die beiden Tabellen Aufschluss.

§ 3.

Die Dickenverhältnisse des Halmes.

Während der normale Bambushalm sich nach oben langsam verjüngt, wächst beim gedrehten der Durchmesser eine längere Strecke hindurch in auffallendem Grade, so dass im unteren Theile des Halmes bis zum 140. Centimeter annähernd die Gestalt eines umgekehrten schlanken Kegelstumpfes entsteht. Von hier an bis zum 160. Centimeter bleibt der Durchmesser etwa gleich, um schliesslich wieder abzunehmen. Obschon Unregelmässigkeiten vorhanden sind, ist doch die umgekehrt kegelförmige Gestalt der unteren Partie überraschend. Sie zeigt sich noch auffallender in den Maassen als für das Auge, was daher rührt, dass der Halm in verschiedener Höhe abwechselnd von verschiedenen Seiten her ein wenig zusammengedrückt ist. Die Gestalt des Durchschnittes wechselt daher etwas. Oefter ist derselbe ähnlich wie an dem Trennungsschnitt der beiden Hälften etwas elliptisch oder rundlich oval.

Ich war anfänglich der Meinung, die Aufbauchung rühre ausschliesslich von dem ungleichen Verbreiterungswachsthum des Internodialbandes, also dem Längenwachsthum der Faser her. Indessen zeigte sich bei genauerer Messung, dass einen sehr beträchtlichen Antheil an derselben abnorm starkes tangentiales Wachsthum, also Verlängerungswachsthum des Internodialfeldes nimmt. Die Maasse dafür finden sich in der Tabelle I. In geringem Grade ist daran übrigens auch radiales Dickenwachsthum der Wand betheiligt, wie schon in II. § 1 erwähnt wurde. Diese radiale Wandverdickung erscheint relativ am stärksten im obersten Theil und nimmt zwar absolut nach abwärts etwas zu, aber relativ, gegenüber den Wanddicken normaler Halme langsam ab. Am oberen Ende des gedrehten Stückes haben wir den directen Vergleich mit den angrenzenden gestreckten Internodien. Weiter abwärts bleibt nur Vergleich mit dem Verhalten normaler Halme übrig. Während die radiale Verdickung im obersten Theile $c\ a$ 0,1 cm (also auf den kreisförmigen Umfang um 0,2 cm grösseren Durchmesser erzeugend) beträgt, können wir sie in der Halmmitte auf etwa 0,05 cm schätzen. Das würde dann, wenn die Dickenzunahme ausschliesslich centrifugal erfolgt wäre, die geringe Umfangvergrösserung von 0,3 cm ausmachen. Ohne sie würde demnach der Halm beim 140. Centimeter statt 23,2 cm nur 22,9 cm Umfang messen.

Wie aus der Tabelle zu ersehen, steigt das Maass des zum Faserverlauf senkrechten (tangentialen) Wachsthums von unten nach oben

bis zum 120. resp. 130. Centimeter; hier erreicht es sein Maximum mit 20,55 bezw. 19,6 cm, um dann wieder abzunehmen. Dabei mindert sich der gesammte Halmumfang nur sehr langsam und auch das Maass des tangentialen Wachsthums fällt, wenn auch etwas rascher, doch auffallend langsam, so dass es erst dicht unter den normalgestreckten Internodien auf die Grösse des basalen oder ein wenig unter sie sinkt. Gleichzeitig wächst der Steigungswinkel der Insertionsspirale noch eine längere Strecke aufwärts ununterbrochen. Im Durchschnitt nimmt auch der Kreuzungswinkel von Faser und Insertion, wenn auch nur um einen minimalen Betrag zu.

§ 4.

Die Unregelmässigkeiten in der Gestalt des Internodialfeldes.

Der Querschnitt des gedrehten Halmstückes ist meist nicht genau kreisförmig, wie schon früher erwähnt. In den unteren Partien des Halmes, zusammenfallend mit geringerem Steigungswinkel der Insertionsspirale, tritt die letztere meist ein wenig über die allgemeine Oberfläche hervor. Mit zunehmendem Steigungswinkel bildet zwar ebenfalls der Insertionsrand eine etwas vortretende Kante, aber die ganze Insertion sinkt mit dem anstossenden Theil des Internodialfeldes, besonders mit dem unterhalb angrenzenden, etwas ein. Dem gegenüber baucht sich der untere Theil des Feldes deutlich auf. Die eingesenkte Partie nimmt etwa das obere Drittel des Internodialfeldes ein, die aufgebauchte die unteren zwei Drittel. Als Beispiel für das Maass dieser Verhältnisse diene das 43,7 cm lange Halmstück zwischen Centimeter 102,3 und 146. Legt man einen scharf angezogenen unelastischen Faden in einer Entfernung von 3 cm oberhalb der Insertionskante um den Halm, so beträgt die Länge des spiraligen Internodialfeldstückes 107,2 cm; legt man dagegen den Faden $1^1/_2$ bis 2 cm unterhalb der Insertion in gleicher Weise an, so misst das gleiche Internodialfeld nur 99,3 cm, also um 7,9 cm weniger. Die Strecke umfasst $2^1/_8$ Umgänge des Internodialfeldes. Aehnliche Verhältnisse zeigt der ganze stärker gedrehte Theil des Halmes. Diese Einziehung, resp. Aufbauchung zeigt sich ebenso, wenn auch durch die etwas grössere Wandstärke der unteren Internodialfeldzone etwas gemindert, in der Gestalt der Halmhöhlung. Höher oben wie tiefer abwärts mindert sich der Unterschied, noch weiter nach unten verschwindet er ganz. Ausserdem aber finden sich, ganz besonders höher oben am Halm, im vierten Fünftel der Internodialfeldbreite, dem Wulst entsprechend höckerartige locale Auftreibungen und unter-

halb derselben besonders tiefe Einsenkungen, ein oder das andere Mal sogar, wenn auch ganz flache Gruben. Oefter aber wenigstens auffallend abgeflachte Stellen. Die Abflachungen und Gruben entsprechen radialen Einrissen der Diaphragmaplatte, die stärkeren Auftreibungen Drehungen einzelner, beiderseits durch Einrisse abgegrenzter Plattenstücke. Zwischen den einzelnen weniger gekrümmten, flachen oder sogar etwas eingezogenen Stellen der Insertionszone ist die Wand stellenweise im Verhältniss zum Gesammtumfang auf dem Querschnitt etwas zu stark gekrümmt. Diese Wandpartien entsprechen den ganz gebliebenen längeren Diaphragmaabschnitten zwischen je zwei Einrissen.

§ 5.

Die Gewebezerreissungen.

Es sind hier mehrerlei Erscheinungen zu besprechen. Zunächst in die Augen fallend sind zahlreiche dem Faserverlauf folgende kürzere Rinnen und feine Spalten, welche sich beiderseits der Insertionsspirale finden. Dieselben sind für die Drehung des Halmes ohne Bedeutung. Sie sollen daher zuletzt besprochen werden. Dann kämen die Gewebezerreissungen, welche sich an den Orten plötzlicher starker Krümmung der Insertionsspirale, beziehungsweise der Faser zeigen, und endlich die weit klaffenden radialen Einrisse des Diaphragmas. Letztere, als besonders wichtig, wären zuerst ins Auge zu fassen.

Von der Trennungsstelle der beiden Halmhälften aus[1]) übersieht man die Verhältnisse hinreichend auf eine Strecke von $30^1/_2$ cm Länge. Die ins Innere der Halmhöhlung ragende Gewebeplatte ist in einzelne Stücke zerrissen. Die Einrisse reichen verschieden weit, bald nur bis etwas über die Hälfte der Platte, meist aber tiefer. Vielfach ist das ganze Diaphragma bis zur Halmwand durchrissen. Die Entfernung der einzelnen Risse ist wechselnd, so dass die Plattenstücke verschieden gross sind. Manchmal sind letztere stark nach aufwärts gerichtet. An verschiedenen Stellen hängen noch herausgerissene Fibrovasalbündel aus den Rissflächen und an einer sind zwischen zwei weitklaffenden Rissrändern mehrere Bündel frei ausgespannt, welche bei der Streckung dem Zuge widerstanden haben, vermuthlich durch Geradezerrung aus ursprünglich gebogenem Verlauf. Die Richtung der Einrisse ist meist radial, namentlich in den äusseren

1) Vgl. Fig. 3*a* und *b*.

Theilen der Platte, in den innern aber öfter auch schief und sogar an einzelnen Stellen auf kurze Strecken tangential. In letzterem Fall entstehen unregelmässige lange Lappen, welche tief in die Höhlung hineinreichen. Das Aussehen der Rissränder, welche nur an wenigen Stellen Vernarbung zeigen, beweist, dass die gewaltsame Trennung erst spät nach weit vorgeschrittener Ausbildung erfolgt sein kann. Sie sind meist uneben, scharfkantig, wie zerbrochen. Die von einander getrennten Ränder stehen zum Theil unter spitzem, zum Theil aber auch unter rechtem und sogar stumpfem Winkel von einander ab, der eine Rand manchmal steil abwärts, der andere steil aufwärts gerichtet.

Die von unten nach oben folgenden, innerhalb der durch den Querschnitt geöffneten Höhlung sichtbaren Bruchstücke wurden gemessen längs der äusseren Insertionsspirale, indem die Bruchstellen mittelst starker Stahlnadeln, welche durch die Wand getrieben worden waren, kenntlich gemacht wurden. Auf eine Halmlänge von 30,5 cm und ein Stück der Insertionsspirale, welches von der Mitte des Blattes 32 bis fast zur Mitte des Blattes 38 reicht und auf $2^5/_6$ Umgänge im ganzen 69,8 cm misst, kommen acht Bruchstücke des Diaphragmas. Dieselben sind aussen längs der Insertionslinie gemessen, von unten nach oben 10,0 cm, 10,9 cm, 6,1 cm, 10,0 cm, 10,0 cm, 3,0 cm, 8,5 cm und 10,5 cm lang. Jedem Einriss entspricht äusserlich eine Abplattung, event. kleine Einziehung (Concavität), welche besonders deutlich wird bei den tiefsten Einrissen. Jedem grösseren zusammenhängenden Stück entspricht je eine stärkere Krümmung des Halmumfanges.

An zwei Stellen finden sich auch in der äusseren Halmwand Gewebezerreissungen, welche dem Faserverlauf folgen und welche bereits zu Lebzeiten des Halmes während der Streckung entstanden sind. Dieselben durchsetzen die Blattinsertionen 6 *a* und 54. Die erstere ist bis heute in unveränderter Gestalt, wie sie entstanden ist. Die letztere (s. Fig. 2 *a* Taf. VII) vergrösserte sich, seit der Halm in meinem Besitze ist, nicht unbedeutend durch die Austrocknung. Während der Riss anfangs etwa 6 cm lang und etwa 3 mm breit war, hat er sich an der Blattinsertion jetzt zu 6 mm Breite erweitert und reicht nach oben über die 55. Insertion und nach unten über die Spiralumgänge bis zur Achselknospe von Blatt 50. In der Nähe der Insertion 54 sind die Rissränder etwas entfärbt und das Gewebe etwas zersetzt, an einer Stelle auch etwas gebräunt und mit schmalem Narbenrand gesäumt. Obwohl offenbar kein Substanzverlust stattge-

funden hat, passen die Ränder nicht mehr auf einander; der linke Rand ist mehr gekrümmt als der andere und beide sind longitudinal etwas aus einander geschoben. Der Riss durchsetzt zusammen mit der Faser sehr spitzwinkelig die steilste Stelle der Insertion, wo sie mit einem Winkel von ca. 73° aufsteigt. Nur 1 cm unterhalb treffen die Fasern bereits wieder fast senkrecht auf die hier nach links abbiegende Insertion. Rechts oberhalb wird der Kreuzungswinkel ebenfalls rasch wieder stumpfer. Es mussten bei der Streckung hier ganz bedeutende Zerrungen stattfinden, die ein Einreissen so gut wie unvermeidlich machten. Gleichzeitig reicht die mit der Insertion 54 verwachsene (ringförmige) Insertion 55 auf dieser Halmseite um nicht weniger als 2,5 cm tiefer abwärts als auf der andern, was hier wirksam gewesene starke longitudinale Zugkräfte anzeigt.

Aehnlich mussten bei dem kurzen aber klaffenden Riss durch eine sehr auffällige extraspirale, gegenläufige Blattinsertion (6 *a* s. Fig. 2 Taf. I) in dem Internodialfeldstück zwischen Blatt 5 und 7 local vergrösserte Spannungen entstehen. An dem gleichen Punkte, an welchem Blatt 5 anodisch endet in Verwachsung mit Blatt 6, beginnt das ebenfalls mit Insertion 6 verwachsene kathodische Ende der genannten rudimentären Blattinsertion 6 *a*. Auch dieser umgekehrt S-förmigen, in der Mitte sehr steil aufsteigenden Insertion wenden sich die hier stark gekrümmten Fasern zu, erreichen aber nur eine ziemlich spitzwinkelige Schneidung. 1¼ Umgänge tiefer beginnt die Streckung und das Internodialfeld erreicht bereits eine Höhe von über 9 cm. Dann erniedrigt es sich neuerdings, misst nach genau einem Umfauf noch etwas über 6½ cm und zieht sich nach einem weiteren ¼ Umlauf — gerade über dem oberen freien Ende von Insertion 6 *a* — auf 4½ cm zusammen. Jenseits dieser Stelle erreicht es nach einem weiteren ¼ Umgang wieder 6½ cm Höhe. Das scharfe, nach oben offene Knie der darüber befindlichen Insertion von Blatt 7 bildet einen Winkel von 150°. Die antidrome Blattinsertion 6 *a* mit ihrer zweifellos vorhandenen, aber wohl nicht sehr stark ausgebildeten diaphragmatischen Leiste auf der Wandinnenseite bildete somit die Hemmungsursache für die internodiale Streckung. An dem Punkte der stärksten Spannung, resp. des geringsten Widerstandes mitten in der Insertion 6 *a*, entstand ein Riss in der Richtung des Faserverlaufs. Derselbe ist deutlich narbig umrandet, muss somit schon sehr frühe entstanden sein, während das Gewebe noch regenerationsfähig war.

Im Interesse der Erhaltung des Objectes musste ich darauf ver-

zichten, die Ausbildung des Diaphragmas an dieser Stelle zu untersuchen. Dass sie eine relativ geringere ist, ist daraus zu schliessen, dass der Spiralkanal der Halmhöhle auch an dieser Stelle, wie schon früher erwähnt, für $1^1/_2$ cm dicke Kugeln durchgängig ist.

In Betreff der zahlreichen Risse, welche der Halm zur Zeit (Oct. 1896) zeigt, habe ich zunächst zu bemerken, dass dieselben ihre jetzige Gestalt erst angenommen haben seit sich der Halm in meinem Besitz befindet. Sie waren als ich ihn erhielt (Sept. 1890) kaum angedeutet als schwache Furchen. Die hier gegebene Darstellung wurde bereits März 1891 niedergeschrieben: „Sehr auffallend sind die schon erwähnten seichten und kurzen Furchen, welche in der Faserrichtung beiderseits der Insertionsspirale verlaufen, resp. die Insertion durchsetzen und verschieden lang sind. In der Regel sind sie etwa $^1/_4$—$^1/_3$ so lang als das Internodialfeld und besitzen auf dem Grund zumeist feine Risse. Einzelne sind auch länger und correspondiren dann mit den Rinnen des nächst höheren oder niederen Insertionsumganges. Abgesehen von den untersten 4—6 Umgängen finden sie sich über den ganzen Halm in Abständen von meist zwischen 5 und 17 mm. Diese Furchen entsprechen, auch wo sie äusserlich keine sichtbaren Spalten in ihrem Grunde führen, radialen Geweberissen, die auf dem Querschnitt in der Tiefe der Halmwand sichtbar werden. Die Risse sind meist 1—$1^1/_2$ mm breit und reichen, soweit sie untersucht werden konnten, meist nicht bis zur Innenfläche der Halmhöhlung, resp. bis zum Diaphragma. Manchmal ist auf der Innenfläche eine correspondirende, kaum sichtbare Rinne erkennbar. Nach aufwärts und abwärts von der Insertion aus reichen sie nicht weiter als die äusserlich erkennbare Furche, indem sie in immer feiner werdende rasch endigende Spalten auslaufen. Die Spalten durchsetzen also in der Faserrichtung radial die Halmwand, ohne die darüber ziehende Blattinsertion und den unterhalb angrenzenden Theil des oberflächlichen Internodialgewebes zu zerreissen. Die Insertion ist an der betreffenden Stelle nur ein klein wenig eingezogen. Meist erst 3—6 mm tiefer zeigt sich der Riss, welcher mit demjenigen oberhalb der Insertion correspondirt, wieder auf der Oberfläche. Vereinzelte solche Risse gehen übrigens dennoch durch, indessen ist die Durchreissung erst seit der Halm in meinem Besitz ist durch stärkere Austrocknung im geheizten Zimmer entstanden.“

Mit den radialen Einrissen des Diaphragmas, welche früher besprochen wurden, correspondiren diese „inneren Geweberisse“ der Insertionswand so gut wie nie: Sie sind reine Austrocknungser-

scheinungen. Dass sie mit der Zwangsdrehung nichts zu thun haben, geht sicher daraus hervor, dass sie sich im obersten normalen Halmknoten genau in derselben Weise finden. Sie entstanden offenbar dadurch, dass das innere parenchymreiche Gewebe der verdickten Insertionszone durch die Austrocknung starken tangentialen Spannungen ausgesetzt war. Der Zugspannung ausreichend widerstehende tangential gerichtete mechanische Elemente sind an dieser Stelle nicht genügend vorhanden. Viele der ursprünglich sehr feinen Rinnen und Spalten haben seitdem sich durch die zunehmende Austrocknung vergrössert, so dass der Halm zur Zeit von zahlreichen stärkeren Rissen durchzogen wird.

§ 6.
Die Blattstellung.

Die Blattstellung scheint auf den ersten Blick, entsprechend der spiraligen Gesammtinsertion, regelmässig spiralig. Bei genauerer Untersuchung stellt sich freilich heraus, dass die Sache verwickelter ist und dass der spiraligen Gesammtinsertion die Deckung der einzelnen Blätter nicht entspricht. Nach der Stellung der Knospen, soweit solche vorhanden sind, erscheint die Blattstellung im basalen Halmtheil dreizeilig, im oberen Theile des gedrehten Stückes gewunden zweizeilig, dabei übrigens ziemlich unregelmässig und im obersten gestreckten Stück wiederum mehr oder weniger dreizeilig. Dem grössten (mittleren) Theile des gedrehten Stückes fehlen Achselknospen, in ähnlicher Weise wie sie auch den entsprechenden Partien der normalen hochwüchsigen Bambusen zu fehlen pflegen.

Um die Blattstellung genauer zu bestimmen, ist es nöthig, den genetischen Mittelpunkt der Blattinsertionen festzustellen. Normale Bambusenhalme und ganz junge Sprosse von B. vulgaris Wendl. aus dem Frankfurter Palmengarten, welche ich prüfte, ergaben Zusammenfallen der Knospenmitte mit dem Punkte geradlinigen Längsverlaufs der in die Scheide austretenden Fibrovasalbündel, wogegen die seitlich austretenden Bündel gegen diesen Punkt etwas geneigt sind. Bei dem gedrehten Halme fällt dagegen fast regelmässig die Knospe, wo eine solche vorhanden, auf die kathodische Seite dieses Punktes, welcher wohl dem Primordium des jeweiligen Blattes entspricht, wie beim normalen Bambus. Die Achselknospe ist wohl erst eine secundäre Bildung. Zuerst entstehen die mittleren, dann erst die seitlichen Blattspuren im Grashalm. Wollte man übrigens, da ja kein absoluter Beweis zu führen ist, trotz obiger Erwägung am gedrehten Halme die Achselknospe als der genetischen Blattmitte entsprechend an-

nehmen, so würde das keine weitere Bedeutung haben. Die Divergenzen würden im ganzen dieselben bleiben. Nicht einmal die besonders zu betonende Thatsache, dass die kathodische Insertionshälfte fast regelmässig breiter ist als die anodische, würde sich wesentlich ändern, denn von der Knospe als genetischer Insertionsmitte gerechnet wäre unter 20 knospentragenden Blättern dennoch bei 16 die kathodische Hälfte die breitere.

Die untersten und obersten Blätter bieten besondere Verhältnisse dar, welche zunächst besprochen werden sollen. Das Basalstück des Halmes[1]) zeigt zu unterst, soweit dies der sehr schief geführte Schnitt zu erkennen gestattet, vier getrennte Blattknoten, welche, abgesehen von der Zahl und Stellung der zugehörigen Knospen, auf den ersten Blick normal gestaltet erscheinen. Die zwischenliegenden Internodien sind nahezu gleichlang und messen zwischen $1^1/_2$—4 cm. An dem Punkte, wo die sehr erweiterten (Innovations-)Knospen hervortreten, welche die ganze Länge der durch sie local verlängerten Internodien einnehmen, sind sie natürlich am längsten. Diese Verhältnisse liegen also genau wie am normalen Spross[2]). Anders dagegen verhalten sich die Knoten selbst. Die beiden untersten sind leider nicht mehr mit voller Sicherheit zu entziffern. Es ist aber nicht unwahrscheinlich,[3]) dass der I. (unterste) und III. von zwei dicht genäherten Blättern gebildet wurde. Bei dem III. wenigstens finden sich drei erhaltene Insertionsenden, e i n e Insertionsmitte mit gerade gerichteten Bündeln und eine zweite, angezeigt durch eine erhaltene Achselknospe.

Bei dem I. Knoten ist, nachdem nur mehr ein Insertionsende und überhaupt nur etwa $^1/_3$ des Knotenumfanges vorliegt, die Sache nur aus den ähnlichen Stellungsverhältnissen als möglich resp. nicht unwahrscheinlich zu erachten, ohne irgend einen weiteren Beweis. Wie der I. dem III., so dürfte — nur mit bedeutend grösserer Wahrscheinlichkeit — der II. dem IV. Knoten entsprochen haben. Die Insertionsenden entsprechen sich und ebenso auch die Stellung der einzigen Achselknospe. Der IV. Knoten wird bestimmt und der II. sehr wahrscheinlich von e i n e m etwa $^5/_4$ der Peripherie umfassenden Blatte gebildet. Das Blatt des IV. Knotens trägt dabei 2 Achselknospen, eine vorne rechts, um ca. 60° von der Mediane seitwärts gerückt, die andere hinten fast in der Mitte, etwas nach links gerückt um etwa 150° von der ersteren entfernt. Die vorhandene Achselknospe des

1) Vgl. Fig. 1 *a* und 2.
2) Vgl. Fig. 5.
3) Vgl. Fig. 18 *b*.

II. Blattes entspricht der erstgenannten des IV., nur ist sie ein wenig nach rechts verschoben. Das hintere Stück des 2. Internodiums fehlt leider vollkommen.

Die Achselknospen der untern vier Knoten bilden mit denen der untersten Blätter der Blattspirale drei deutliche Längsreihen, vorn rechts, vorn links und hinten median. Den Achselknospen entsprechen hier auch vollständig oder nahezu vollständig die genetischen Mittelpunkte ihrer deckenden Blätter, bis auf die Fälle von Zweiknospigkeit. Beim IV. Knoten fallen Geradläufigkeit der Bündel und Stellung der rechts vorne befindlichen Knospe zusammen, wogegen das Verhältniss an der median hinteren leider nicht mehr erkennbar ist.

Oberhalb des IV. Knotens beginnt mit freiem unterem Ende die linksläufige Blattspirale, welche anfangs eng ist, dann sich rasch mit der Streckung erweitert. 54 einzelne Blattinsertionen bilden die 29 Spiralumgänge.

Da die nur wenig schwankende Breite der Blattbasen im Durchschnitt $^{11}/_{12}$ eines Spiralumganges am gedrehten Halm beträgt, so ist die 682,2 cm lange Blattspirale grösstenteils aus je zwei dicht übereinanderfallenden Insertionen gebildet. Auf je $^{7}/_{10}$ eines Umganges treffen zwei Insertionen, mit anderen Worten, die Ränder der Blätter decken sich soweit, dass durchschnittlich nur je $^{3}/_{10}$ eines Umganges von einer einzigen Insertion eingenommen werden. Auf diese $^{3}/_{10}$ trifft fast ausnahmslos die genetische Insertionsmitte, mit der kathodisch etwas verschobenen Achselknospe, wo eine solche vorhanden ist.

Die Insertionsbreite der Blätter am gedrehten Halmstück ist eine bedeutend geringere, wie am normalen Halm. Sie schwankt zwischen $^{5}/_{6}$ und $^{8}/_{7}$ des ungedrehten Halmumfanges, nach dem Faserverlauf berechnet. Fünf Blattinsertionen sind nicht ganz umfassend, zwei haben genau die Breite des ungedrehten Halmumfangs und alle übrigen (47) sind etwas breiter, sie messen zwischen $^{181}/_{180}$ und $^{8}/_{7}$. Die Durchschnittsbreite sämmtlicher Blattinsertionen beträgt $^{21}/_{20}$ des ungedrehten Halmes.

Auffallend sind die Deckungsverhältnisse der Blätter. Die Deckung ist in complicirtem Wechsel eine auf- und absteigende und im bei Weitem grössten Theile des Halmes ganz regelmässig. Je drei aufeinanderfolgende Blätter verhalten sich gleich. Diese Ordnung beginnt mit dem 2. Blatte der Spirale und ist folgende (vergl. Fig. 14 *a*):

> Blatt zwei beginnt oberhalb (innerhalb) des anodischen Endes von Blatt eins und endigt unterhalb (ausserhalb) des kathodischen Endes von Blatt drei;

Blatt drei beginnt oberhalb Blatt zwei und endigt oberhalb Blatt vier;

Blatt vier beginnt unterhalb Blatt drei, endet unterhalb Blatt fünf;

Blatt fünf verhält sich wiederum wie Blatt zwei u. s. w.

Am oberen Theil des Halmes wird diese Ordnung an zwei Stellen gestört und dann findet sich fast durchgehends einfach aufsteigende Deckung, somit rein spiralige Stellung. Von den 54 Blättern der Spirale folgen 45 der Regel.

Die Insertion des ersten (untersten) Spiralblattes beginnt rechts hinten 2,2 cm oberhalb des vierten Knotens der Halmbasis und zwar frei. Fast senkrecht darüber in 0,8 cm Entfernung endigt sie. Die Steigung ist also bei $8^1/_2$ cm Internodialdurchmesser eine minimale. Das zweite Blatt beginnt vorne links, dem ersten dicht genähert, nahe dessen Insertionsmitte.

An die Spirale schliesst sich, ihr oberes Ende berührend, eine Insertion von normaler Stellung mit zwei genäherten Achselknospen. Die genetische Blattmitte müsste man hier in der Mitte zwischen den beiden Knospen suchen, denn das ganze 6,5 cm auf 18 cm Umfang breite Insertionsstück unterhalb und zwischen den zwei Knospen besitzt gerade gerichtete Blattspuren. Letztere neigen sich erst seitlich der beiden Knospen diesen zu. Das oberste, ebenfalls normal gestellte Blatt schliesslich, welches die beiden normal gestreckten Internodien trennt, besitzt eine den beiden vorhergehenden opponirte Knospe und entsprechenden genetischen Mittelpunkt. Also haben wir am oberen Halmende, abgesehen von der abnormen Näherung der Knospen des vorletzten (55.) Blattes, wieder dreizeilige Knospenstellung. Die auffallende Unterbrechung der dreizeiligen Knospenstellung inmitten, die zunächst unbegreiflich scheint, löst sich aber, wenn man sich den Halm bis zu normalem Faserverlauf zurückgedreht denkt, in regelmässige Ordnung auf, denn auch hier finden wir dreireihige Blattstellung, die ursprünglich regelmässig angelegt, erst durch die Drehung unkenntlich geworden ist.

Der Faserverlauf im jugendlichen ungedrehten Halme muss nothwendigerweise als geradläufig angenommen werden, da das unterste, nicht gestreckte Halmstück mit spiraliger Blattinsertion ja ebenfalls geradläufige Faserung besitzt.

Aehnlich dem von de Vries[1]) eingeschlagenen Verfahren wurde

---

1) Monogr. d. Zwangsdreh. p. 92 ff. Nach Delpino.

der Faserverlauf am ganzen Halme diagrammatisch festgelegt und die Blattinsertionen eingetragen. Dann erst wurden constructiv die schief verlaufenden Halmfasern gerade gerichtet. Diese constructive Zurückdrehung des Halmes ergab eine Blattstellung, welche der Divergenz $^2/_3$ sehr nahe kommt (vergl. Figg. 18 *a* und *b*). Die Insertionen sind dabei auffallender Weise nach dem langen Wege verwachsen. Von unten nach oben entfernt sich die Divergenz ein wenig von der angegebenen Grösse in folgender Reihe: $^{19}/_{29}$, $^{17}/_{26}$, $^{15}/_{23}$, $^{13}/_{20}$, $^{11}/_{17}$, $^9/_{14}$, $^7/_{11}$. Ich bemerke dazu ausdrücklich, dass diese Grössen nur angenäherte sind, aber doch die Verhältnisse recht gut wiedergeben. Mit dieser Feststellung gliedert sich nunmehr die Blatt- resp. Knospenstellung des gedrehten Stückes der des ungedrehten organisch an. Am oberen Ende tritt zwar eine neue Störung ein in der genäherten Stellung der Knospen des 55. Blattes, aber die Zahlenverhältnisse entsprechen.

Die Feststellung dieser Verhältnisse geschah mittelst genauer Grundrisse in sehr grossem Maassstab und es ist mit dem Resultat ein weiterer Beweis geliefert für den Drehungsvorgang, denn es ist unmöglich anzunehmen, dass das Ergebniss der Zurückdrehung der Faser nur zufälligerweise eine so auffallende und charakteristische Blattstellung ergeben sollte, während die Anlage eine unregelmässige gewesen wäre. Als die Blattanlagen entstanden, war der Halm noch nicht gedreht. Die primäre Anordnung der Blätter und ihrer Bündel im Stamm, resp. ihre Verwachsung bedingt aber direct die Anordnung der Diaphragmen wie der Knotenausbildung. Anstatt einzelner getrennter Diaphragmen entstand hier eine zusammenhängende schraubige Platte und damit ein Hemmniss für die normale internodiale Streckung. Die Frage nach den Gründen der eigenthümlichen Stellung, Deckung und Verwachsung der Blattanlagen, sowie ihrer etwaigen morphologischen Bedeutung ist eine Sache für sich und hat mit der Mechanik der Zwangsdrehung nichts zu thun.[2])

Mit den hier aufgezählten Thatsachen ist der unumstössliche Beweis geliefert, dass die auffallende Ausbildung des Halmes typischer „Braun'scher Zwangsdrehung“ ihre Entstehung verdanken muss. Ich behalte mir indessen vor, in die Discussion einzelner Verhältnisse, soweit nöthig, erst im mechanischen Theile dieser Arbeit einzutreten.

---

2) Ich werde zum Schlusse dieser Abh. auf die betr. Punkte kurz zurückkommen.

III.

Die Wachsthumsverhältnisse normaler hochwüchsiger Bambushalme.

Zum Verständniss der Wachsthumsintensität beim gedrehten Bambus war ein Vergleich mit den Wachsthumsverhältnissen der Internodien normaler Halme unerlässlich.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben, diente mir als Vergleichsmaterial die im Frankfurter Palmengarten in reicher Auswahl cultivirte Bambusa vulgaris Wendl. Diese Art gedeiht unter den dortigen günstigen Culturbedingungen sehr gut, so dass die Halme, wenn auch nicht die gewaltigen Verhältnisse wie in ihrer tropischen Heimath, doch sehr ansehnliche Höhen und Durchmesser erreichen. Jedenfalls ist anzunehmen, dass die relativen Wuchsverhältnisse von jenen der Heimath nicht abweichen. In der Abhandlung „Physiologisches aus den Tropen“ [1]) bemerkt G. Kraus wörtlich: „Es ist sehr interessant zu sehen, dass bei uns das Rohr kaum weniger kräftig wächst, als in seinem Vaterlande“. Ich trage daher auch kein Bedenken, meine Beobachtungen an den Bambusen des Frankfurter Institutes zum Vergleich heranzuziehen.

Nach freundlicher Mittheilung des Herrn Director Siebert erreichten die grössten Halme in $3^1/_2$—4 Monaten eine Höhe von 16 m und die täglichen Längenzuwachse betrugen in der Zeit des kräftigsten Wachsthums bis zu 15 und 20 cm,[2]) manchmal auch bedeutend weniger, z. B. nur 5 cm. Es würde das den Angaben von G. Kraus über ähnliche auffallende Schwankungen in Java entsprechen. Die Lebensdauer der Halme soll etwa 10—12 Jahre, die der beblätterten Zweige 2—3 Jahre betragen. Wie lange die Innovationsknospen zu ihrer Entwickelung vom Momente des Entstehens bis zum Beginn der Streckung brauchen, war leider nicht festzustellen. Wie es scheint, eine ganze Reihe von Jahren. Die Zahl der Halme aus einem Stock ist oft eine sehr bedeutende; dabei sind sie von sehr verschiedener Stärke.[3]) Bei den stärkeren Halmen beträgt die Zahl der knospenlosen Internodien öfter 7—10. Bei schwächeren, schlechter ausge-

---

1) I., „Das Längenwachsthum der Bambusrohre“, Anal. du jard. bot. de Buitenz. vol. XII, 1895, p. 196.

2) Die zu diesen Messungen vom Obergärtner benützte Stange mit noch erkennbaren Strichen habe ich selbst nachgemessen. Nicht ganz so grosse tägliche Zuwachse (von 8—9 cm) sah ich selbst im Palmenhause des Münchener bot. Gartens im Sommer des Jahres 1881.

3) Die Stöcke bedürfen einer sehr guten Ernährung. Sie erhalten im Frankfurter Palmengarten alle 14 Tage reichlichen Kuhdünger.

bildeten 5—6 oder noch weniger. Innovationsknospen finden sich meist noch 1—3 dicht oberhalb der Erde an nicht oder kaum gestreckten Internodien. Beispiele für die Maasse der Internodien, Längen und Querdurchmesser, in verschiedenen Altersstadien gibt beifolgende Tabelle III. Es sind die Maasse der über der Erde befindlichen Internodien ohne Innovationsknospen, also bedeutet „1. Internodium“ das unterste. Wo in der Tabelle unter „Querdurchmesser“ eine Zahl steht, ist das Maass in der Mitte des Internodiums genommen. In diesem Fall war kein oder nur ein ganz minimaler Unterschied zwischen den verschiedenen Internodiumsabschnitten, oder die Länge des Internodiums war eine ganz minimale, wie in den jüngsten Knospentheilen. Nur bei dem dritten und den beiden am Stock gemessenen Halmen vier und fünf, wo es mir auf Durchschnittsgrössen ankam, wurde auf die kleinen Unterschiede überhaupt nicht Bedacht genommen und nur in der Mitte gemessen. Wo zwei Zahlen für ein Internodium angegeben sind, bedeuten sie den unteren und oberen Querdurchmesser des Internodiums. Im ausgewachsenen Halm habe ich meist die Dicke des mittleren und unteren Theiles gleich, des obersten Stückes unterhalb des nächsten Knotens dagegen um ein Weniges geringer gefunden. Abgesehen von ganz jungen, noch wachsenden Internodien wurden die Umfänge mit genauen Maassbändern gemessen und daraus die Durchmesser berechnet. Die erste senkrechte Reihe gibt die Maasse einer fertigen Innovationsknospe, resp. eines jungen Sprosses kurz vor Beginn der Streckung (in ähnlichem Zustande wie die in Figur 5 Tafel I abgebildete). Von jedem Internodium ist hier nur ein Durchmesser, der mittlere angeführt. Dieser Spross war sehr gut entwickelt.

Die fertigen Innovationsknospen verholzen, bevor sie zur Streckung schreiten, ihre mächtige, basale Partie, was mechanisch nothwendig ist, wenn dies Fundament den starken Halm mit seiner Krone tragen soll.

Der in Streckung begriffene, wachsende Halm (Nr. 2 der Tab., Fig. 6, Taf. VII) hatte oberirdisch 163 cm Stammlänge, bis zur Spitze des die Endknospe einhüllenden äusseren Scheidenblattes ca. 193 cm. Der normal gestaltete Wurzelstock maass in seinem dicksten Theil, von vorn nach hinten senkrecht zu seiner am stärksten gekrümmten Oberfläche gemessen, 9,5 cm im Durchmesser. Die Blattscheiden, welche sich am gestreckten Stamm längs einer morphologisch vorgebildeten Linie nahe ihrer Insertion leicht ablösen, wurden behufs der Messungen entfernt. Knospenlose Internodien waren 7 vorhanden,

auch die unteren Internodien waren noch nicht vollkommen gestreckt, hatten aber zweifellos ihre endgültige Dicke erreicht, was schon aus der nahezu cylindrischen Gestalt des unteren Halmstückes bis zum 7. Internodium hervorging. Die oberen Internodien wurden zum Studium der Diaphragmaentwickelung benützt, der untere Theil des Halmes mit den 9 untersten gemessenen Internodien austrocknen gelassen. Dabei änderten sich die Maasse des 6. Internodiums, ohne ihren drehrunden Querschnitt einzubüssen, im Laufe einiger Monate im warmen Zimmer in folgender Weise:

	Frisch	Trocken	Abnahme
Länge	21,1 cm	19,3 cm	— 1,8 cm
Dicke oben	5,15	3,6	— 1,55
mitten	5,25	3,69	— 1,56
unten	5,25	3,1	— 2,15

Hieraus ist, abgesehen von dem damit übereinstimmenden Resultat anatomischer Untersuchung, sowie dem Vergleich mit dem Verhalten der entsprechenden Internodien anderer Halme, der Schluss zu ziehen, dass das Internodium zwar nicht seine Verholzung, aber sein Dickenwachsthum bereits abgeschlossen hatte und nur das untere Drittel noch im Längenwachsthum begriffen war. Das obere und untere Dickenmaass wurde übrigens $1^1/_2$ cm von der nächsten Insertion entfernt genommen. Die anderen Internodien verhielten sich entsprechend, die älteren schrumpften noch weniger. Die jüngeren schrumpften stärker zusammen und bildeten zunehmend mehr Längsfalten. Die Diaphragmen entsprechen in ihrer Entwickelung im Allgemeinen dem oberen Theil des nächst unteren Internodiums, resp. gehen ihm sogar voraus. Sie gehen frühe schon in einen gewissermaassen als knorpelig zu bezeichnenden Zustand über. — Die Reihen Nr. 3—6 geben die Dimensionen erwachsener alter Halme. Nr. 3 war kurz vorher abgeschnitten worden und befindet sich jetzt in der Aschaffenburger botanischen Sammlung. Nr. 6, ein alter, mehrere Jahre zählender, schwacher Halm, wurde in meinem Beisein abgeschnitten und sofort gemessen.[1]) Die beiden Nr. 4 und 5 wurden am Stock selbst gemessen, die Dicke ausschliesslich in der Mitte der Internodien.

Man sieht aus der Tabelle III wie im normalen, erwachsenen Halm (Nr. 3—6) die Internodienlängen rasch ansteigen, eine kürzere

1) Später wurde die Messung in ganz trockenem Zustand nochmals wiederholt, um einen Begriff zu bekommen von der Maassveränderung normaler Bambushalme beim Austrocknen. Das Maass des Schwindens war ein sehr geringes. Ich komme an anderer Stelle darauf zurück.

Strecke annähernd gleich lang bleiben und dann langsam wieder abnehmen. Denkt man sich die einzelnen Internodien von einander getrennt, längs aufgeschnitten, in die Fläche aufgerollt und mit den Längsrändern in einer Ebene so aneinandergelegt, dass ihre quer Medianen eine einzige gerade Linie bilden würden, so gibt dies einen Begriff davon, wie sich ein ursprünglich gleichbreites, ebenes Band verhalten würde, dessen einzelne Längsabschnitte den aufeinanderfolgenden Internodien entsprechendes intercalares Breitenwachsthumsbestreben besässen.[1]) Man kann von der mechanisch berechtigten Annahme ausgehen, dass ein ursprünglich gleichbreites Band mit den genannten ungleichen Wachsthumsintensitäten seiner aufeinanderfolgenden Abschnitte, wenn es verhindert würde, sich am Rande einzurollen, die entstehenden Spannungen in ähnlicher Weise auszugleichen bestrebt wäre. Es müssten sich dabei nur die queren Mycelreihen des Bandes krümmen können. Die nahezu gerade Linie, welche die Mittelpunkte der sieben oberen Rechteckseiten der Fig. 19 verbindet, beweist, dass die Zunahme der Wachsthumsintensität von unten nach oben annähernd in arithmetischer Progression erfolgt, resp. dass ein in ähnlicher Weise in die Breite wachsendes gerad- und parallelrandiges Band sich unter Beibehaltung seiner geradlinigen Ränder ungleich verbreitern würde. Aehnliche Ergebnisse lieferten alle darauf geprüften normalen Halme.

In der fertigen oder nahezu fertigen Innovationsknospe bildet der normale Halm vor der Streckung einen rasch sich verjüngenden Kegel oder richtiger eine Reihe von übereinanderstehenden kurzen, immer kleiner werdenden Kegelstümpfen, von denen die untersten bereits ihren endgiltigen Querdurchmesser besitzen und verholzt sind, während die Dimensionen der übrigen rasch abnehmen. Während der Streckung sind, wenigstens im Beginn derselben, die unteren, sich streckenden Internodien zum Theil schon ausgewachsen, während die mittleren inmitten ihres Längs- und Dickenwachsthums, die oberen aber noch in einem früheren Stadium desselben stehen.

Der gestreckte, fertig ausgebildete, normale Halm besteht übrigens, abgesehen von seinen basalen Internodien, aus einer Anzahl übereinandergesetzter Cylinderabschnitte, welche sich sehr langsam verjüngen. Eine minimale Verjüngung zeigt jedes fertige Internodium in seiner obersten Partie, indessen ist dieselbe so gering, dass man

---

1) In Fig. 19 Taf. IX ist eine ähnliche Darstellung mit den Internodienmaassen des Halmes Nr. 3 der Tabelle gemacht worden. Vgl. Figurenerkl.

sie für viele Betrachtungen vernachlässigen kann. Bei normal entwickelten Halmen beträgt übrigens die Querschnittsabnahme des Halmes für einige Internodien (besonders die knospenlosen) so wenig, dass man oft ein längeres Halmstück ohne erhebliche Abweichung von der Wahrheit als Cylinder in Rechnung ziehen kann. So verjüngten sich an einem gut entwickelten Halme von Bambusa vulgaris Wendl. des Frankfurter Palmengartens die fünf oberirdischen Internodien Nr. 4—8 in der Gesammtlänge von 214 cm von 19,9 cm auf 19,5 cm Umfang (6,33 cm auf 6,2 cm Durchm.); die neun Internodien Nr. 3—11 desselben Halmes, mit 375 cm Länge von 20,4 auf 18,0 cm Umfang (6,49 cm auf 5,72 cm Durchm.).

Tabelle III.

Internodienmaasse am normalen Bambus (in Centimeter).

	1. Junger Spross vor der Streckung		2. Junger Halm in Streckung		3. Alter Halm kurz vorher abgeschnitten		4. Alter Halm am Stock		5. Alter Halm am Stock		6. Schwacher alter Halm, gleich nach d. Abschneid. gemessen	
	Länge	Querdurchm.	Länge	Querdurchm.	Länge	Querdurchm.	Länge	Querdurchm.	Länge	Querdurchm.	Länge	Querdurchm.
23.		0,19										
22.		0,2										
21.		0,25										
20.		0,3										
19.		0,35										
18.		0,45	0,65	1,13 1,15							32,7	1,12
17.	0,07	0,6	0,65	1,32 1,35							32,5	1,15
16.	0,09	0,7	0,9	1,6 1,65							35,0	1,32
15.	0,12	0,78	1,0	1,9 1,95							35,5	1,45 1,5
14.	0,13	0,9	1,35	2,2 2,3							39,0	1,7 1,8
13.	0,15	1,05	1,7	2,55 2,75							32,3	1,83 1,9
12.	0,2	1,2	2,4	3,05 3,25	41,0	5,57					40,5	2,0 2,05
11.	0,24	1,4	5,0	3,75 3,8	43,0	5,72					41,0	2,15 2,3

	1. Junger Spross vor der Streckung		2. Junger Halm in Streckung		3. Alter Halm kurz vorher abgeschnitten		4. Alter Halm am Stock		5. Alter Halm am Stock		6. Schwacher alter Halm, gleich nach d. Abschneid. gemessen	
	Länge	Querdurchm.	Länge	Querdurchm.	Länge	Querdurchm.	Länge	Querdurchm.	Länge	Querdurchm.	Länge	Querdurchm.
10.	0,28	1,6 1,7	8,6	4,2 4,25	44,0	5,88					41,0	2,3 2,45
9.	0,32	1,75 1,95	16,1	4,45 4,5	51,0	6,04	49,0		42,0		40,2	2,66
8.	0,45	2,15 2,2	20,8	4,75 4,7	50,0	6,20	50,0		40,0	5,3	42,0	2,72
7.	0,47	2,3 2,45	23,4	4,95 5,05	51,5	6,27	44,0	7,29	37,5	5,35	40,0	2,75
6.	0,58	2,6 2,7	21,1	5,15 5,25	45,0	6,28	41,0	7,43	30,5	5,42	37,8	2,85 2,9
5.	0,6	2,9 3,0	19,1	5,25 5,25	38,0	6,33	36,0	7,50	27,5	5,48	33,0	2,9
4.	0,7	3,3 3,5	13,7	5,25 5,3	29,5	6,33	33,0	7,54	22,5	5,55	26,0	2,93
3.	0,8	3,7 4,0	10,7	5,35 5,35	23,5	6,49	26,0	7,6	19,0	5,6	20,0	2,95
2.	1,0	4,2 4,75	6,7	5,45 5,45	15,5	7,06	18,0	7,75	13,5	5,8	13,5	2,95
1.	1,4	4,9 5,6	5,5	5,65	10,0	7,09	6,0	7,85	8,0	6,0	7,0	3,0

IV.

Die Entwickelung des Diaphragmas im normalen und gedrehten Bambushalm.

Vergleichen wir den Entwickelungsgang der Internodien, wie er am normalen Halm sich beobachten lässt, mit demjenigen, welcher am gedrehten stattgefunden haben muss. Zunächst kommt es darauf an, wann die Diaphragmen sich bilden. Diese entstehen nicht sofort nach der Bildung der Blatthügel, sondern erst nach der Bildung der Gefässe, in etwas vorgerückterem Zustand des Stammorganes. Die spiralige Diaphragmaplatte muss demgemäss ebenfalls zu einer Zeit entstanden sein, wo der Stamm bereits eine gewisse Dicke besass. Die $1^1/_2$ Stengelumfang umfassenden Blattinsertionen entstehen am normalen Bambusscheitel nahezu senkrecht zu den Mantellinien des Kegels, welch letztere die Richtung der später sich entwickelnden

Halmfasern anzeigen. Eine jede Insertion verläuft unter einem wenn auch geringen Steigungswinkel, infolge dessen ist der Kreuzungswinkel mit der Faser etwas kleiner als 1 R. Gerade so muss es im Knospenzustand des gedrehten Halmes gewesen sein, bis auf den einzigen Unterschied, dass dort die Steigung gleichläufig blieb und nicht wechselte wie im normalen Halm. Die ununterbrochene Verwachsung der Enden fand in der einzig möglichen Richtung nach dem langen Wege statt. Mit der fortlaufenden Verwachsung stand schliesslich die ganze, eine enge Spirale darstellende Insertionslinie und damit die sich allmählich herausbildende Diaphragmaplatte ein wenig schiefwinkelig zu den längsverlaufenden Fasern.

Nach der Entwickelung der Diaphragmen bestehen die Internodien des normalen Halmes bis zum Beginn der Streckung wesentlich aus dem peripherisch verdickten Rand der Diaphragmaplatten. (S. Fig. 17 Taf. IX.) Es gleicht der junge Stamm in diesem Stadium gewissermaassen einer Anzahl sich verjüngender, mit den verdickten Rändern übereinandergelegter, planconcaver oder biconcaver Linsen, deren planconvex resp. biconvex linsenförmige Zwischenräume die anfangs noch mit allmählich schwindendem Parenchym erfüllten Internodialhöhlen darstellen. Die schmalen Gewebezonen, welche die Ränder der Diaphragmaplatten, resp. die Nodalzonen verbinden, sind die Anfänge der späteren intercalar entstehenden Halmwände. Uebertragen wir dies Schema auf das spiralige Diaphragma der zur Streckung übergehenden Knospe des gedrehten Halmes, so ergibt sich, dass sofort mit Ueberwiegen einer Wachsthumsrichtung die Bedingungen der Drehung gegeben waren. Während des Knospenzustandes kann übrigens nur geringe Drehung stattgefunden haben. Im Allgemeinen überwog schon früh das Faserlängenwachsthum das Faserbreitenwachsthum. Der ursprünglich etwas spitze Kreuzungswinkel von Faser und Insertion, der, wie wir aus dem fertigen Halm sahen, nicht ganz unveränderlich war, wurde allmählich zu 1 R. und im weiteren Fortgang sogar etwas stumpf. Der Wachsthumsverlauf in der Knospe eines normalen kräftigen Innovationssprosses ergibt sich aus der Tabelle III, welche die Dimensionen der einzelnen Internodien nach vorsichtiger Ablösung der Blattscheiden dicht oberhalb ihrer Insertion nach Länge und Querdurchmesser wiedergibt. Für die unteren Internodien sind zum Theil zwei Querdurchmesser angegeben, der untere und der obere, für die oberen Internodien nur der mittlere, nach dem die Differenz gering wird. Diese Differenz ist übrigens für die hier beabsichtigte Darstellung bedeutungslos.

Um einen Begriff davon zu bekommen, in welchem Stadium der Entwicklung die Drehung begann, resp. in welchem Verhältniss sie fortgeschritten sein muss, wurde unter sehr vereinfachenden, aber für unsern Zweck vollkommen genügenden Annahmen eine Reihe von Berechnungen mit den in der Tabelle angegebenen Internodiendimensionen gemacht, von welchen ich einige anführe.

Nehmen wir an, dass einem Knoten eines normalen Bambus ein Umgang der Insertionsspirale in der Knospe des sich zu drehen anschickenden Bambus entsprochen habe, was wohl berechtigt ist, nachdem die Blattinsertionen je $^{21}/_{20}$ des ungedrehten Halmumfanges einnehmen. Nehmen wir weiter an, dass die Insertionsspirale mit den Längsfasern einen unveränderlichen Winkel von 90 ^{0} bilde, was freilich nur annähernd zutrifft. Es ergibt sich dann aus dem Umstand, dass in dem Knospenstadium der ganze abnorme Halm im Grunde aus der Insertionsspirale, resp. der peripherisch verdickten und mit ihren Umgängen durch wenig Zwischengewebe verwachsenen Diaphragmaplatte bestanden haben muss, dass bei ausschliesslichem oder überwiegendem Längen- oder Dickenwachsthum Drehung des Halmes sofort eintreten musste. Auch hier war die schmale Gewebezone, welche die Ränder der Diaphragmaumgänge verband, der Anfang der späteren Halmwand.

Prüfen wir die Grössenzunahme einiger Internodien, welche gleichzeitig verschiedene Entwickelungszustände des nämlichen Internodiums darstellen können, so ergeben sich beispielsweise für die Internodien 17, 12 und 3 der Innovationsknospe und das 12. Internodium des sich streckenden Halmes (vgl. Tabelle III Reihe 1 und 2; wir betrachten dabei die verjüngten Kegelstümpfe als Cylinder) folgende Zahlen: 17. Internod. d. Knospe: 0,07 cm l., 0,6 cm d.; 12. Intern. d. Kn.: 0,2 cm l., 1,2 cm d.; 3. Int. d. Kn.: 0,8 cm l. u. 3,85 cm d.; 12. Int. d. sich streck. Sprosses: 2,4 cm l., 3,25 cm d. Das Verhältniss von Länge und Dicke ist also: 8,5/1 : 6,0/1 : 4,8/1 : 1,35/1. Somit ist im vorletzten Entwickelungsstadium das Internodium noch nicht ganz zwei Mal so lang als dick geworden und infolge dessen kann bis dahin nur eine geringe Drehung erfolgt sein. Vom vorletzten zum letzten Stadium sehen wir dagegen das Längenwachsthum im Verhältniss um mehr wie das Dreifache steigen und infolge dessen tritt nun auch eine bedeutende Vergrösserung des Steigungswinkels der Spirale und gleichzeitig energische Drehung ein.

Nach bekannten Formeln berechnet, ergibt sich bei rechtwinkelicher Stellung von Faser und unnachgiebiger Spirale, wenn

wir die aufeinanderfolgenden Altersstufen mit 1—4 bezeichnen, Folgendes:

Steigungswinkel d. Spirale	Verdrehungswinkel
1. . . . . 2° 7′ 40″	0° 29′ 24″
2. . . . . 3° 2′ 15″	1° 0′ 54″
3. . . . . 3° 47′ 8″	1° 34′ 12″
4. . . . . 13° 38′	19° 54′ 42″

Selbstverständlich gilt dies nur theoretisch für absolut starre Kreuzungswinkel und bei Erhaltung cylindrischer Gestalt der Stücke. Nachdem aber thatsächlich bei dem Vorgang Spannungen entstehen müssen und, wie der gedrehte Bambus zeigt, auch Abweichungen von 1 R. eintreten, so wird der Verdrehungswinkel entsprechend verschieden ausfallen.

V.

Einige elementare geometrische Betrachtungen zum Drehungs- und Aufbauchungsvorgang.

Einige hervortretende geometrische Momente des Vorgangs der Zwangsdrehung unter Verhältnissen, wie sie ein wachsender Bambushalm mehr oder weniger ähnlich bietet, sollen hier zunächst in ganz elementarer Weise besprochen werden [1]). Die Braun'sche, von H. de Vries adoptirte Darlegung des Drehungsvorganges setze ich als bekannt voraus; sie kommt übrigens ohnehin in dem Abschnitt VIII zur Besprechung.

Das Problem eines Drehungsvorganges, wie ihn die Braun'sche Zwangsdrehung darstellt, läuft in mancher Beziehung auf dasselbe hinaus, wie das Problem der Drehung quellender oder austrocknender Zellen, deren Mycelreihen spiralig verlaufen. A. Zimmermann kommt für den betreffenden Fall zu folgendem Resultate: „Sind die

---

1) A. Zimmermann's Abhandlung über „Mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen“ befasst sich mit einem Theil desselben Stoffes. Einiges, was dort bereits auseinandergesetzt wurde, wird hier in anderem Gewande, an die directe sinnliche Anschauung sich wendend, vorgetragen. Zimmermann hat, als für seine Zwecke ohne Bedeutung, auf die Querschnittsveränderung der drehenden Organe keine Rücksicht genommen, während wir sie hier besonders zu beachten haben.

Quellungsintensitäten in der Richtung der spiralig verlaufenden Mycellarreihen verschieden, so findet unter allen Umständen Drehung statt, wenn der Winkel, den die Mycellarreihen miteinander bilden, constant bleibt, und zwar erfolgt diese Drehung nach derjenigen Richtung hin, in der die stärkste Quellung stattfindet".

Den spiralig verlaufenden, unter constantem Winkel sich kreuzenden „Mycellarreihen" entsprechen bei unserem Objecte einerseits die in die Länge wachsenden Halmfasern, andererseits das in fast senkrechter Richtung hiezu wachsende spiralige Internodialfeld mit der Blattinsertionsspirale und der Spiralplatte des Diaphragma. Richtiger: dem der Faserrichtung folgenden Wachsthum stand ein senkrecht hiezu in spiraliger Richtung verlaufendes Wachsthum gegenüber.

Wie ich später zeigen werde, ist es möglich, durch einfache spiralige Anlegung eines Fadens einen normalen, sich streckenden Stamm zur Drehung zu zwingen. Bei den meisten Fällen von natürlicher Zwangsdrehung beruht die mechanische Ursache nur auf einer, diesem einfachen äusserlichen Faden entsprechenden, festeren Verbindung spiralig angeordneter Elemente im Stammgewebe, welche nur sehr früh unter fast rechtem Winkel zur Faser angelegt wird. Ob dieser natürliche oder künstliche Faden mehr oder weniger tief in das Gewebe eingesenkt ist, thut im Princip nichts zur Sache, wenn kein Gleiten der Elemente längs desselben möglich ist. Der Faden entspricht einer, wenn auch äusserst schmalen, spiraligen Zone, in welcher kein oder nur geringes Wachsthum stattfinden kann, welche sich also nicht verlängern kann. Mit ihm können sich auch die zwischenliegenden Wandzonen nicht verlängern, dagegen können sie sich, wenn auch nicht unter rechtem Winkel zu ihr, strecken. Der Faden zerlegt also die längswachsende Stengelwand in zwei zu einander unter einem bestimmten Winkel angeordnete spiralige Reihen von Elementen, welche nach zwei sich kreuzenden Richtungen in verschiedenem Maasse wachsthumsfähig sind. Dass hier in einer Richtung, derjenigen des Fadens, das Wachsthum eventuell ganz aufgehoben ist, bildet nur einen Spezialfall des allgemeinen mechanischen Problems.

Dennoch sind auch gewisse Unterschiede zu beachten. Das Problem der spiralig gebauten, quellenden oder austrocknenden Zellen ist ein bedeutend einfacheres und durchsichtigeres als das der Braun'schen Zwangsdrehung, und zwar nicht nur dadurch, dass man es bei letzterem Vorgang mit lebendem, reizbarem Gewebe zu thun hat. Indessen werde ich erst später auf diese Verhältnisse eingehen.

Wir hätten nun zunächst einige zu beachtende geometrische Ver-

hältnisse eines in Zwangsdrehung begriffenen Stammes, speciell bei Bambusa, ins Auge zu fassen. Bei dem normalen Bambushalm ist das internodiale, längs und tangential gerichtete Wachsthum der Wand[1]) kein gleichmässiges, sondern ersteres nimmt, von der Halmbasis angefangen, rasch nach oben zu, um dann allmählich wieder ein wenig zu sinken. Das tangentiale Wachsthum dagegen nimmt von unten nach oben sehr langsam und gleichmässig ab. Infolge dessen entsteht die Frage: wie musste sich der schraubig gebaute Halm, dessen Internodialgewebe, wie anzunehmen, ursprünglich die gleichen Wachsthumsanlagen besass, und dessen Fasern mit der Insertionsspirale der Blätter einen, wie wir einstweilen annehmen wollen, unveränderlichen Winkel bildeten, verhalten?

Vor allem ist das Wachsthum des ganzen Halmes und das Wachsthum der Faser zu unterscheiden. Nehmen wir zunächst einmal an, die Wand des hohlen Halmes bestehe aus einer einzigen Schicht schief verlaufender Fasern, so ist klar, dass, je geneigter der Verlauf ist, um so weniger ihr Wachsthum mit dem Wachsthum des ganzen Halmes zusammenfällt. Verbreitern sich die Fasern senkrecht zu ihrer Längsrichtung, also tangential schief, so wird der Umfang des Halmes nicht im einfachen Verhältniss der Wachsthumsgrösse der Faser zunehmen, sondern nur ein Bruchtheil dieses Wachsthumsbetrages wird auf die Umfangvergrösserung des Halmes fallen. Ganz ebenso ist es mit dem Längenwachsthum der Faser. Das Verhältniss der Einwirkung des Faserwachsthums auf das Umfang- und Längenwachsthum des ganzen Halmes wird also von der Grösse des Winkels abhängen, welchen die Faser mit dem Umfange macht.

Es ist also Umfangs- oder Dickenwachsthum und Längenwachsthum des Halmes zu unterscheiden von Breiten- oder Tangentialwachsthum, sowie Längenwachsthum der Faser.

Wie im vorigen Abschnitte unter § 3 besprochen wurde und wie aus der Reihe *C* der Tabelle I hervorgeht, wuchs der gedrehte Halm

---

1) Das radial nach aussen gerichtete Dickenwachsthum der Wand, das in seiner Wirkung mit dem Dickenwachsthum des ganzen Halmes zusammenfällt, lasse ich bei dieser Betrachtung ganz aus dem Spiele, nachdem seine Wirkung bei der Umfangsvergrösserung des Halmes ebenso gut als ausschliessliche Wirkung des tangentialen Wachsthums betrachtet werden kann. Es hat insofern auch keine Bedeutung, als die an sich nicht geringe Verdickung der gedrehten Halmwand bei den ansehnlichen Dimensionen des Halmes keinen wesentlichen Einfluss auf die äussere Gestalt des Halmes ausübt.

unter seinen abnormen Organisationsbedingungen nicht wie der normale, sondern sein Dickenwachsthum nahm von unten nach oben bis etwa zur Mitte des gedrehten Stückes zu, erhielt sich eine Strecke weit auf gleicher Höhe, um schliesslich wieder abzunehmen. Dasselbe sank überhaupt erst nahe am obersten Ende auf das gleiche Maass wie an der Halmbasis. Der sich nach oben verdickende untere Halmtheil stellt annähernd einen umgekehrten, schlanken Kegelstumpf dar. Was der Grund dieses Verhaltens war, bleibe hier einstweilen unerörtert. Jedenfalls mussten alle zwischenliegenden Halmabschnitte im Laufe der Entwickelung einmal gleiches Maass erreichen. Das Faserlängen- und Breitenwachsthum nahm von unten nach oben zu und sank dann wieder. Es mussten sich also, nachdem der spiralige Knoten von unten nach oben sich nicht ändert, für jeden Abschnitt zu einer gewissen Zeit gleiche Maasse des schraubigen Internodialfeldes ergeben. Nachdem es für die resultirende Verschiebung eines Theilchens mechanisch an sich gleichgiltig ist, ob zwei in verschiedener Richtung vor sich gehende Bewegungen gleichzeitig oder nacheinander geschehen, so können wir somit zur Vereinfachung annehmen, dass der gedrehte Halm zu einer gewissen Zeit einen Cylinder und seine schraubige Blattinsertionslinie (die Knotenspirale) eine einfache Cylinderschraubenlinie bildete.

In dem angenommenen cylindrischen Ausgangszustand des Halmes bildete das Internodialfeld also zwischen den Umgängen der Blattinsertion gewissermaassen ein fortlaufendes gleichbreites Band, welches mit Berührung seiner unverschiebbar verbundenen Ränder spiralig aufgerollt war. Die Schraubenlinie der Blattinsertionen stellt bei dieser Betrachtungsweise die Berührungslinie der Bandumgänge vor. Aus diesem Cylinder mit gleichbreitem Spiralband soll nun ein Kegel mit ungleichbreitem Spiralbande werden. Von der Existenz des Diaphragma im Halme sehen wir hiebei einstweilen ganz ab und betrachten nur das Verhalten des Bandes selbst, welches — mathematisch betrachtet — durch ein Stück Ebene, die in der geschilderten Weise spiralig aufgerollt ist, dargestellt wäre.

Ein solches Band lässt sich bekanntlich, wenn es gerad- und parallelrandig ist, auf einen Rotationscylinder von beliebigem Durchmesser mit fortlaufender Berührung seiner Ränder ohne Faltung oder Riss spiralig aufrollen, wenn die Bandbreite kleiner ist als der Cylinderumfang. Die Berührungslinie der Bandumgänge bildet eine einfache Schraubenlinie. Wählen wir zu einem bezüglichen, praktischen Aufrollungsversuch ein materielles Band aus dünnem, festem, unelastischem

Schreibpapier, so wird derselbe ohne Entstehung von Falten oder Rissen im Papier gelingen, wenn wir den richtigen Steigungswinkel der Umgänge wählen[1]). Versucht man ein solches Band auf einem Rotationskegel in ähnlicher Weise aufzuwickeln, so gelingt der Versuch nicht. Die Ränder werden entweder auseinanderweichen oder sich decken, beziehentlich Falten bilden oder bei Anwendung von Gewalt einreissen.

Nimmt man andererseits ein ungleich breites Band mit geraden Rändern, so lässt sich dies nicht in der geschilderten Weise aufwickeln. Auf der Oberfläche eines Rotationscylinders kann man zwar beliebige Spirallinien ziehen, auch solche, welche sich verbreiternde Bänder von einander trennen. Zerschneidet man aber längs einer solchen Linie den Cylindermantel und wickelt das entstandene Band in die Ebene ab, so ergibt sich, dass es ohne Ausnahme gekrümmte Ränder besitzt.

Zieht man dagegen auf der Oberfläche eines Rotationskegels derartige Linien, so ergeben sich sowohl sich verbreiternde Bänder mit geraden als solche mit gekrümmten Rändern. Derartige Bänder können somit auch ohne Faltung oder Riss auf eine entsprechende Kegeloberfläche in der genannten Art aufgewickelt werden.

Nachdem wir gesehen haben[2]), dass die Oberfläche des Internodialfeldes des kegelförmigen Halmstückes ein im Gesammtverlaufe geradoder wenigstens nahezu geradrandiges Band darstellt, so haben wir das Verhalten eines solchen zur Kegeloberfläche zu betrachten.

Für geradrandige, ungleichbreite Bänder können wir folgende Regeln aufstellen: 1. Der Winkel, welchen die geraden Bandränder einschliessen, muss gleich sein dem Centriwinkel des Kreissectors, welcher, so aufgerollt, dass die begrenzenden Radien in einer Mantellinie zusammenschliessen, den Mantel des Rotationskegels bildet. 2. Die beiden Bandränder müssen je die beiden begrenzenden Radien dieses in eine Ebene abgewickelten Kreissectors gleichweit von dessen Scheitelpunkt schneiden, wenn das Band in der Lage der beabsichtigten

---

1) Vgl. Fig. 9 Taf. VIII. Wenn der Steigungswinkel der Berührungslinie (i) $= \alpha$, die Steighöhe eines Spiralumganges derselben h und der Cylinderumfang $2r\pi$ ist, so besteht die bekannte Gleichung $\tan g\ \alpha = \frac{h}{2r\pi}$. Die Breite (b) des Bandes ist zugleich die auf die Berührungslinie normale Höhentransversale des rechtwinkeligen Dreiecks aus Cylinderumfang, Berührungslinie zweier Spiralumgänge des Bandes und der Steighöhe der letzteren. Die Gleichung $b = 2r\pi \cdot \sin \alpha$ gibt dementsprechend die Beziehung zwischen Bandbreite, Steigungswinkel und Cylinderumfang bezw. Radius (r).

2) Vgl. Abschnitt I.

Aufwickelung über den Kreissector gelegt wird[1]). Dabei ergibt sich, dass der Steigungswinkel des Bandes um so grösser wird, je breiter das Band an der betr. Stelle im Verhältnis zum Kegelumfange ist. Umgekehrt nähert sich die Richtung des Bandes mit zunehmender Verschmälerung immer mehr der Richtung des jeweiligen Kegelumfanges. Für jeden Rotationskegel gibt es also nur ein in bestimmtem Verhältniss sich verbreiterndes Band, welches obige Bedingungen erfüllt, wogegen unzählige ungleich breite, krummlinig begrenzte Bänder unter Berührung ihrer Ränder ohne Faltung oder Riss auf ihn gewickelt werden können.

Es entsteht nun die Frage: Wie wird sich ein als[2]) Rotationscylindermantel spiralig aufgewickeltes gleichbreites Band, dessen Ränder sich berühren und unverschiebbar mit einander verbunden sind, verhalten, wenn derselbe bei geradlinig (richtiger: eine geodätische Linie) bleibenden, in der Flächenrichtung starren Rändern anfängt, in der Weise in die Breite zu wachsen, dass diese von einem Ende zum anderen zunimmt? Wir setzen dabei voraus, dass die Bandverbreiterung rein geometrisch ohne Entstehung von Spannungen vor sich gehe.

Die Antwort auf diese Frage ist in obigen Ausführungen bereits gegeben: Aus dem Cylindermantel muss unter Drehung desselben in umgekehrter Richtung zu dem Verlauf des Bandes ein Rotationskegelmantel werden. Dabei wird der Centriwinkel des abgerollten, flach gelegten Mantels des Kegels immer gleich sein dem Winkel, welchen die Ränder des sich verbreiternden Bandes jeweilig mit einander einschliessen.

Das als Cylindermantel spiralig aufgewickelte Band bestehe aus rechtwinkelig sich kreuzenden geraden Reihen von materiellen Punkten, welche in der Längs- und Querrichtung verlaufen und deren Kreuzungswinkel unveränderlich ein Rechter sei. Denken wir uns nun zuerst einen rechtwinkeligen Abschnitt des Bandes aus dem Verbande genommen und flach abgewickelt, so muss durch gleichmässig zunehmendes intercalares Breitenwachsthum, dessen Intensität am einen Ende Null, am anderen beliebig gross ist, aus demselben ein Kreiszonensector entstehen, wenn die queren Punktreihen gleichmässig krümmungsfähig und die Längsreihen starr sind.

---

1) Vgl. den Beweis hiefür am Schlusse des Abschnittes.

2) Ein um einen Rotationscylinder oder -Kegel in der geschilderten Weise aufgewickeltes Band bildet natürlich wieder einen Cylinder- oder Kegelmantel.

Die geraden, ursprünglich parallelen Längsreihen werden geradlinig bleiben und als Radien die parallel bleibenden, concentrischen Kreisbogenstücke, welche aus den Querreihen entstehen, rechtwinkelig durchsetzen. Unter dieser Bedingung ist die Erhaltung des Kreuzungswinkels der Punktreihen möglich.

Genau so verhält sich unter gleichen Bedingungen das ganze Band. Die anfangs geraden quergerichteten Punktreihen gehen dabei in concentrische Kreisbögen über, welche orthogonaltrajectorische Kurven des Bandes und seiner Punktlängsreihen darstellen. Diese Kurven besitzen bei dem auf dem Kegel aufgewickelten Band mit jedem Uebertritt in einen neuen breiteren Bandumgang einen grösseren Radius und sind selbst Kegelspiralen, welche antidrom zu den Längsreihen verlaufen. Jedes einzelne Theilchen des sich verbreiternden Bandes ausser der mittleren Längsreihe macht also bei diesem Vorgang eine Kreisbewegung.

Den queren Punktreihen des Bandes würden die Fasern, dem Verbreiterungswachsthum des Bandes würde das Faserlängenwachsthum in unserem Bambushalme entsprechen. Aus der angenommenen cylindrischen Ausgangsgestalt würde demnach bei nach aufwärts gleichmässig zunehmendem Faserlängenwachsthum ebenfalls unter antidromer Drehung ein umgekehrter Kegel entstehen. In jedem Augenblick wäre der Winkel, den die Bandränder einschliessen, gleich dem Centriwinkel seines Kegelmantels (als flach gelegten Kreissectors).

Es erhebt sich nun die weitere Frage: Wie verhält es sich, wenn die Kreuzungswinkel der Punktreihen nicht unveränderlich sind, sondern grösser oder kleiner werden? Aendern sich alle Kreuzungswinkel in gleichem Sinn und Maass, so wird im Principe die Sache die gleiche bleiben, nur wird die Wirkung des Wachsthums der queren Punktreihen des Bandes (im Halme des Längenwachsthums der Fasern), falls die gegen Spitze und Basis des Kegels offenen Winkel kleiner werden, eine relativ geringere, falls die Winkel grösser werden, eine relativ grössere in Bezug auf die Umfangvergrösserung sein. Das Maass dieser Veränderung ergeben bekannte Formeln. Daraus geht hervor, dass unter sonst gleichen Umständen in dem sich streckenden Bambushalm, in welchem die Kreuzungswinkel sich annähernd gleichmässig ein wenig vergrösserten, die allgemeine Verdickung ebenfalls etwas zunehmen musste.

Wie aus dem früheren hervorgeht, wirkt bei gleichbleibendem Kreuzungswinkel, genau wie das Wachsthum der queren Punktreihen

des Spiralbandes (das Faserlängenwachsthum) auch das Wachsthum der längsgerichteten Punktreihen (das Faserbreitenwachsthum) auf den Cylindermantel ein, nur in umgekehrter Richtung drehend. Dasselbe entspricht einem Verlängerungswachsthum des ganzen Bandes. Die Umfangzunahme wird gesteigert, die (antidrome) Drehung aber vermindert. Die Drehung hört auf, sobald die vergrösserten Flächenelemente des Bandes den ursprünglichen ähnlich bleiben, also sobald das Verhältniss der Wachsthumsintensitäten nach beiden Richtungen dasselbe bleibt. Genau dasselbe findet unter gleichen Bedingungen im Kegelmantel statt. Erfolgt das Verlängerungswachsthum des Bandes in der Weise, dass die einzelnen Stücke bei der Vergrösserung sich ähnlich bleiben, dass also dem Längenwachsthum ein verhältnissmässiges Breitenwachsthum gegenüber steht, so ist die einzige Wirkung, dass der neu entstehende Kegel dem ursprünglichen ähnlich wird. Alle Dimensionen nehmen in gleichem Verhältnisse zu. Aendert sich die Gestalt der einzelnen Bandstücke, so hängt es davon ab, ob das Längenwachsthum im Verhältniss zu- oder abnimmt. Bei gleichmässiger Veränderung wird der Kegel — selbstverständlich unter der Bedingung unveränderten Breitenwachsthums des Bandes — im einen Fall spitzer, im anderen stumpfer werden und je nach dem schwächeren oder stärkeren Maass des Wachsthumsunterschiedes in den beiden Richtungen sich weniger oder mehr drehen.

Wird die Zunahme des Längenwachsthums des Bandes ungleichmässig, so können entweder die Punktreihen ungleich weit auseinanderrücken, indem sie parallel bleiben, oder sie rücken gegen den einen Rand weiter auseinander. In beiden Fällen krümmen sich die Bandränder. Nur im letzten Falle wird unter bestimmten Verhältnissen unter dauernder Berührung der Bandränder die Kegelgestalt erhalten bleiben, wenn die Krümmung überall gleichsinnig geschieht. Die entstehende Krümmung muss dabei für alle Bänder, deren „Ränderwinkel“ kleiner ist als der Centriwinkel des den Kegelmantel erzeugenden Kreissectors ihre Concavität der Spitze des Kegels zuwenden. Nur unter dieser Bedingung kann die Berührung der Bandränder erhalten werden. Andernfalls müssten die Bandumgänge auseinanderweichen.

Wird der Ränderwinkel des Bandes grösser als der Centriwinkel des den Kegelmantel bildenden Kreissectors, so ist das Band nur unter der Bedingung, dass es sich in seiner Fläche krümmt mit gegen die Kegelbasis gerichteter Concavität im Stande, den Kegel ohne Uebergreifen seiner Ränder zu umhüllen.

Am Halme haben wir mehrfache Anhaltspunkte, um das Verhältniss der beiden Wachsthumsgrössen in den verschiedenen Höhen festzustellen. Es ist vor Allem das Auseinanderrücken der Halmfasern und dementsprechend Umfangsvergrösserung des Halmes im Verhältniss zur jeweiligen Bandbreite. Ausserdem die Steigungshöhe der Faserumgänge, nachdem der Kreuzungswinkel von Faser und Insertion annähernd gleichbleibt. Ich gehe hier nur auf das letztere Verhältniss kurz ein. Während die Steighöhe eines Faserumganges im unteren Theil des verkehrt kegelförmigen Abschnittes beispielsweise 42 cm beträgt (von cm 51,5 bis cm 93,5), beträgt sie für den nächsthöheren Umgang der nämlichen Faser (von cm 93,5 bis cm 134,8) noch immer 41,3 cm. Sie müsste aber, so weit sich das hier annähernd berechnen lässt, höchstens etwas unter 40 cm betragen, also ist sie um das Doppelte der Differenz zu gross. Damit ist aber erwiesen, dass das Internodialband kein vollkommen geodätisches Band sein kann, sondern etwas gekrümmt sein muss, wenn auch die Krümmung infolge der verdeckenden Unregelmässigkeiten nicht direct sichtbar ist.

Oberhalb des 140. Centimeter bildet der Halm annähernd einen Cylinder und nimmt vom 160. Centimeter an wieder an Umfang ab. Trotzdem verbreitert sich das Internodialfeld noch bis zum 210. Centimeter. Dementsprechend muss natürlich auch der Steigungswinkel jetzt bedeutend wachsen. Die Berührungslinie der Bandränder muss sich demnach, schon im cylindrischen Theil, und noch mehr im abnehmenden nach oben concav krümmen. Diese Verhältnisse sind übrigens zu wechselnd und unregelmässig, um sie weiter eingehend zu erörtern. Es müssen natürlich mannigfaltige, wenn auch schwache Krümmungen eintreten, deren geometrische Nothwendigkeit klar liegt, welche sich aber ungemein schwierig im Einzelnen am natürlichen Objecte feststellen lassen.

Vom 210. Centimeter an nimmt Bandbreite und Steigungswinkel der Berührungslinie gleichzeitig ab und es treten die umgekehrten Verhältnisse ein, wie im unteren Halmtheil. Auf die geometrischen Verhältnisse dieser Abnahme brauche ich demnach nicht mehr weiter einzugehen. Sie stimmen mit den erörterten überein, nur treten sie infolge grösserer Störungen nicht mehr so deutlich hervor.

Allgemein will ich nur noch einige wenige mögliche Fälle berühren. Eine Cylinderspirale kann sich durch einseitig zunehmende Verbreiterung des vorher gleichbreiten ganzrandigen Bandes in eine beliebige Spirale verwandeln, ohne dass der Cylinder zu einem Rotationskegel wird, wenn die ursprünglich rechtwinkeligen Durch-

schneidungen der Längs- und Querreihen der materiellen Punkte nicht starr sind, sondern die Winkel spitz werden können.

Können sich die Winkel nicht ändern, so wird unter verschiedenen Umständen aus dem Cylinder ein Kegel werden. Es hängt dies von dem Verhältniss des Wachsthums der sich rechtwinkelig durchschneidenden materiellen Punktreihen und deren Krümmungsfähigkeit ab. Die logarithmische Spirale beispielsweise, deren orthogonale Trajectorien selbst wieder logarithmische Spiralen sind, kann nur zu Stande kommen, wenn die beiderlei Punktreihen sich so krümmen können, dass sich ihre Concavität dem sich verbreiternden Bandende, also der Basis des entstehenden Rotationskegels zukehrt, und wenn die Steigungswinkel der beiden Punktreihen, welche sich zu einem Rechten ergänzen, überall die nämlichen bleiben.

Die archimedische Spirale mit hyperbolisch spiraligen orthogonalen Trajectorien wird unter Entstehung eines Kegels nur dann zu Stande kommen, wenn das Wachsthum der sich rechtwinkelig schneidenden Punktreihen ein solches Verhältniss annimmt, dass die letzteren in der Richtung der Mantellinien nicht auseinanderweichen. Dies geschieht unter abnehmendem Steigungswinkel des stärker sich verbreiternden Bandtheiles, wobei sowohl die Spirale als ihre orthogonalen Trajectorien sich nach dem breiteren Bandende und der Basis des Kegels zu convex krümmen müssen.

Die hyperbolische Spirale entsteht, indem das breitere Bandende im Verhältniss zu dem geodätischen Bande von gleichem Ränderwinkel seinen Steigungswinkel vermindert. Die orthogonalen Trajectorien sind archimedische Spiralen. Die beiderlei Punktreihen krümmen sich convex gegen die Basis des entstehenden Kegels. Beliebige andere Gestalten als cylindrische und kegelförmige können entstehen, wenn unter bestimmten ungleichmässigen Wachsthumsverhältnissen Krümmungen des Bandes senkrecht zur Fläche nach mehr als einer Richtung möglich sind.

Ich bin bisher vom Cylinder als Ursprungsform aller Umbildungen durch das Längen- und Breitenwachsthum des Spiralbandes ausgegangen. Thatsächlich ist aber die Ausgangsgestalt des Halmes annähernd ein aufrechter Kegel gewesen, dessen Mantel ebenfalls von einem ungleichbreiten Spiralbande gebildet war. Zuerst musste also der umgekehrte Vorgang, wie er anfangs erörtert wurde, eintreten. Aus dem Kegel wurde ein Cylinder. Ich verzichte aber darauf, in die Besprechung dieses Vorganges einzutreten, da derselbe keine neuen geometrischen Momente bieten würde.

Nachtrag.

Zerlegen wir eine Kreisfläche (Fig. 10 Taf. VIII) in lauter gleiche Sectoren AOA_1, A_1OA_2 . . . und ziehen durch die Endpunkte der Bogenstücke A, A_1, A_2 . . . je eine Secante in der Weise, dass jede zu dem betreffenden Radius gleichsinnig und unter gleichem Winkel verläuft, so sind die Winkel, welche je zwei benachbarte Secanten einschliessen, den Centriwinkeln der Sectoren gleich und jeder steht zu dem Centriwinkel des gleichen Bogens (genauer: des ebenso begrenzten Bogens des Kreises, welcher durch die beiden Grenzpunkte und den Scheitelpunkt des Kreissectors gelegt werden kann) in dem Verhältniss eines Peripheriewinkels. Infolge dessen sind je zwei der entstandenen Dreiecke, welche sich verhalten wie die Dreiecke AB_1O und $A_1B_1P_1$ einander ähnlich und alle sich entsprechenden Dreiecke und Vierecke einander kongruent.

Dreieck $AB_1A_1 \cong A_1B_2A_2 \cong A_2B_3A_3$ . . .
Viereck $A_1B_1C_2B_2 \cong A_2B_2C_3B_3 \cong A_3B_3C_4B_4$ . . .
Viereck $B_2C_2D_3C_3 \cong B_3C_3D_4C_4$ . . .

Also sind die auf einen Kreissector fallenden Stücke der Flächen, welche von den Schenkeln der Peripheriewinkel eingeschlossen werden, auch gleich den Stücken der Kreissectoren, welche zwischen die Schenkel eines Peripheriewinkels fallen. Bezeichnen wir hier der Kürze halber mit dem Namen Peripheriewinkel die ganze Fläche, welche von den Schenkeln und dem zugehörigen Bogenstück begrenzt wird, so ergibt sich folgendes: Wie die Stücke der verschiedenen Peripheriewinkel, welche auf einen Sector fallen, mit ihren Radialseiten sich zu einem ganzen Peripheriewinkel zusammenfügen lassen, so müssen auch, wenn der Sector als Rotationskegelmantel mit seinen begrenzenden Radien in einer Mantellinie zusammenschliesst, die Radialseiten der aufeinanderfolgenden Stücke der Peripheriewinkel aneinanderschliessen und, wenn verbunden, in eine Ebene sich abrollen lassen. Wie sie sich aber abrollen lassen, müssen sie sich auch wieder aufrollen lassen. Eine jede ebene Fläche, deren gerade Begrenzungslinien mit einander einen Winkel bilden von der Grösse des Centriwinkels eines als Rotationskegel aufgewickelten Kreissectors lässt sich demnach unter der obigen Bedingung auf diesen Rotationskegel mit Berührung ihrer Ränder aufwickeln. Ebenso muss sich ein ebenes, unelastisches Band, welches diese Gestalt besitzt, verhalten. Es wird sich ohne Faltung oder Riss mit Berührung seiner Ränder auf den entsprechenden Rotationskegel aufwickeln lassen. Die in der

Ebene gerade Berührungslinie seiner Ränder bildet dabei als Kegelspirale eine „geodätische Linie“. Geradrandige Bänder, welche im Verhältniss zu dem, den Rotationskegel erzeugenden Kreissector nicht diesen Bedingungen entsprechen, lassen sich nicht in dieser Weise aufwickeln, sei es, dass der von den Rändern eingeschlossene Winkel ein anderer ist, oder sei es, dass der Winkel zwar gleich, aber nicht im Stellungsverhältniss eines Peripheriewinkels zum Centriwinkel des Sectors stehe. Die Bandränder schneiden dann, schief über den abgewickelten Kreissector gelegt, die beiden begrenzenden Radien n i c h t gleichweit vom Scheitel.

Uebrigens zerlegt eine jede gerade, auf einen Rotationskegel gewickelte Linie den Mantel desselben in ein „geodätisches Band“. Jeder Kreissector lässt sich auf einen Rotationskegel, dessen erzeugender Kreissector den gleichen Centriwinkel besitzt, mit fortlaufender Berührung seiner Ränder aufrollen. Man kann auch sagen: Jeder Kreissector bildet für den mit ihm erzeugten Rotationskegel gleichzeitig dessen geodätisches Band.

Ein reelles geodätisches Band muss sich aber genau so verhalten, ob es über einen Rotationskegel oder für sich in der geschilderten Weise aufgewickelt wird. Entsteht dasselbe erst durch ungleiches Breitenwachsthum, in arithmetischem Verhältniss, aus einem vorher parallelrandigen, als Cylindermantel aufgewickelten Bande, so wird es während seines Wachsthums in jedem Momente allen oben angeführten Bedingungen genügen und einen zunehmend stumpfer werdenden Rotationskegel bilden.

VI.

Mechanische Betrachtungen. Entstehung der Spannungen und ihre mechanischen und physiologischen Wirkungen.

Schon theoretisch ist es nicht denkbar, dass ein Vorgang wie derjenige der B r a u n 'schen Zwangsdrehung innerhalb eines complicirten Systems materieller Punkte ohne Spannungen verlaufen könnte.

Die entstehenden Spannungen werden in dem, in verschiedener Weise reactionsfähigen Gewebe auf die eine oder andere Art früher oder später ausgeglichen werden. Die plastischeren, resp. elastischeren Gewebe werden sichtbar durch Annahme bestimmter äusseren Formen, die starreren scheinbar gar nicht oder durch Continuitätstrennungen auf die Spannungen reagiren. Im Allgemeinen wird immer der möglichste Ausgleich stattfinden. Schliesslich werden auch die unausge-

geglichen gebliebenen durch die endgiltige Ausbildung des Gewebes verschwinden und es wird in der fertigen Gestalt die ganze Summe der Spannungen, soweit eine äusserliche Wirkung stattfinden konnte, gewissermaassen „versteinert“ resp. „verholzt“ conservirt.

Inwieweit sich dieses „festgelegte“ Produkt der Spannungen lebenden Gewebes in einem fertigen pflanzlichen Object nachträglich wieder in die ursprünglichen mechanischen Factoren auflösen lässt, ist freilich die Frage.

Wie neuerdings Pfeffer in einer Reihe wichtiger Arbeiten in eingehender Weise begründet hat, ist die Beziehung zwischen Druck- und Zugspannung einerseits und Reaction des lebenden pflanzlichen Gewebes anderseits keine sehr einfache. Es gilt dies namentlich für Zugspannungen.[1]) Es wird in vielen Fällen nicht möglich sein, an dem fertigen Organ, z. B. an einem der Länge nach in Zugspannung versetzten, wachsenden Stengelorgan nach Abschluss seiner Wachsthumsthätigkeit die stattgehabte Spannung mit Sicherheit festzustellen. Freilich liegt dies auch zum Theil noch an unserer bis jetzt sehr mangelhaften Kenntniss der betreffenden Erscheinungen. Scheinbar einfacher liegt die Sache bei den Resultaten der Druckerscheinungen. Stärkere Druckspannungen ergeben immer deutliche Wachsthumshemmungen an dem betreffenden Ort in der Richtung des stärksten Druckes, gleichzeitig tritt mehr oder weniger deutliches correlatives Wachsthum nach den Punkten geringsten Widerstandes (nicht nur grob mechanisch zu verstehen!) ein. Bei Hemmung des Längenwachsthums tritt so verstärktes Dickenwachsthum des gesammten Durchschnittes und gleichzeitig Verstärkung der einzelnen Elemente ein. Künstliche Drehung im wachsenden Zustand führt unter künstlich herbeigeführter Zug- und Druckspannung, welche einerseits Dehnungen, anderseits Hemmungen bewirken, zu dauernder Drehung des betreffenden Organs, künstliche Verbiegungen führen dauernde Krümmungen herbei. Wenn nun eine ganze Reihe von Kriterien für solche Vorgänge gegeben sind und der Vergleich mit normalen Ausbildungen zusammenstimmend auf die Nothwendigkeit der Annahme der betreffenden Vorgänge führt, so ist, wenn auch noch dazu der Beweis mittelst künstlicher Modelle geliefert werden kann, an der Thatsächlichkeit der erschlossenen Spannungsvorgänge nicht mehr zu zweifeln und es gewinnt die sonst unsichere Forschungsmethode an Werth ihrer Resultate.

---

1) Baranetzki, Scholz, Hegler. Auch ich habe bereits seit 1893 eine Reihe bezüglicher Versuche angestellt.

Der Process der Drehung schreitet in den Stämmen der höheren Pflanzen im Allgemeinen mit der Entwickelung von unten nach oben fort. Die unteren Stammabschnitte sind weiter voran als die höheren. Im Einzelnen freilich liegt die Sache hier insofern anders, als ja beim Grasstamm wie bei manchen andern Stämmen mit stark entwickelten Knoten die oberen Internodialstücke den unteren in der Entwickelung voraus sind, sogar in Dauerzustand übergegangen sein können, während die unteren noch im Längenwachsthum begriffen sind.

Dementsprechend müssen sich auch die verschiedenen Spiralzonen des Internodialfeldes des gedrehten Bambus verhalten haben. Druck und Zug, welche nunmehr entstehen, gehen aus von den wachsenden resp. am stärksten wachsenden Geweben und finden ihre Stütz- resp. Angriffspunkte an den spiralig interkalirten, weniger stark oder gar nicht mehr wachsenden älteren Gewebetheilen. Durch diese Interkalirung beeinflussen die jungen Halmtheile natürlich auch die älteren und sogar die ausgewachsenen.

Auch eine allgemeine indirecte Beeinflussung höher gelegener Theile durch tiefer gelegene (jüngerer durch ältere) ist möglich durch die Reibung der starken Blattscheiden an einander und findet zweifellos statt, indem ja der ganze jüngere Sprosstheil mit seinen Scheiden sich innerhalb der älteren Scheiden um seine Längsachse drehen muss. Diese Drehung, deren Existenz übrigens nicht zu bezweifeln war, hat H. de Vries an seinem drehenden Dipsacus direct beobachtet. Auch ich selbst beobachtete sie an einer zwangsdrehenden Mentha sylvestris während längerer Zeit makroskopisch. Der Reibungswiderstand ist der Drehungsrichtung entgegengesetzt und verstärkt somit den allgemeinen Drehungswiderstand. Umgekehrt wäre eine ähnliche Beeinflussung älterer durch jüngere Theile denkbar, wenn die letzteren während ihrer Drehung an noch älteren Theilen Reibungswiderstände finden würden. Es würden durch diese Widerstände auch die dazwischen liegenden Theile von mittlerem Alter beeinflusst werden.

Dass möglicherweise auch negativer Geotropismus hier zur Wirkung kommen könnte, etwa als Widerstand erhöhend, ist wohl ausgeschlossen. Macht man sich die Wirkungsweise des durch ihn ausgelösten Wachsthums klar, so geht daraus hervor, dass, wenn überhaupt Geotropismus bei spiraligem Stammbau zur Wirkung gelangt, er durch spiralig fortschreitendes, verstärktes Längenwachsthum (ob im Knoten oder Internodium ist einerlei) drehungsbefördernd wirken müsste. Es gilt dies aber ausdrücklich nur, so lange die

Drehung um die medianliegende Stammlängsachse so gleichmässig vor sich geht, dass keine Krümmungen entstehen. Sobald sich dagegen Krümmungen in den wachsenden und drehenden Theilen bilden, infolge eines absichtlichen Versuches oder aus irgend einem zufälligen Grunde, richtet sich, wie ich bei zwangsdrehender lebender Mentha sylvestris beobachtet habe, der junge sich drehende Stengel durch ungleiches Wachsthum oberhalb der gekrümmten Stelle wiederum senkrecht aufwärts.[1]) Für den gedrehten Bambus ist natürlich aus dem Verhalten von Mentha kein Schluss zu ziehen. Auch an dem gedrehten Theile des Objectes selbst ergaben sich keine Anhaltspunkte für eine bezügliche Schlussfolgerung.

Gehen wir bei der Betrachtung der Spannungen, welche bei dem Vorgange der Zwangsdrehung am Bambushalme entstehen mussten, wiederum ganz theoretisch von der Möglichkeit aus, stoffliche Bänder spiralig auf einem Rotationscylinder aufzuwickeln. Ein ebenes, unelastisches, gerad- und parallelrandiges Band, welches mit Berührung seiner Ränder ohne Faltung oder Riss spiralig aufgewickelt werden soll, muss um so breiter sein, je steiler der Steigungswinkel seiner Umgänge gewählt wird. Ein Band, dessen Ränder sich in der Mantellinie des Cylinders berühren, ist sonach das breiteste überhaupt aufwickelbare und auf dem gleichen Cylinder überhaupt nicht mehr spiralig aufwickelbar. Soll es spiralig aufwickelbar werden, so muss man einen entsprechend dickeren Cylinder dazu verwenden. Gleichmässige Verbreiterung eines, spiralig mit Berührung seiner Ränder als Cylindermantel aufgerollten Bandes bedingt also nothwendigerweise Umfangsvergrösserung des Mantels. Es ist nun die Frage, wie sich ein auf einen Cylinder spiralig aufgewickeltes Band, welches sich gleichmässig zu verbreitern bestrebt ist, verhalten muss in Bezug auf die Berührungspunkte der Ränder aufeinanderfolgender Spiralumgänge.

Zieht man auf dem Cylindermantel des aufgewickelten schmalen Bandes in bestimmten Abständen eine Anzahl die Bandränder rechtwinkelig schneidender geodätischer Linien, welche man fortlaufend nummerirt und überträgt dann nach Abwickelung diese Linien unter entsprechender Verlängerung auf ein ebensolches, beliebig breiteres Band, so sieht man bei Aufwickelung des letzteren auf den nämlichen Cylinder: die Enden der Linien benachbarter Umgänge treffen

---

1) Mehrmals durch Versuche festgestellt. Die Art und Weise des Vorganges konnte indess infolge Mangels an weiterem Materiale nicht untersucht werden.

nicht mehr zusammen. Es hat eine gegenseitige Verschiebung der berührenden Bandränder stattgefunden. Die Stücke des breiteren Bandes sind gewissermaassen zu lang und fallen in den oberen Umgängen über die der unteren Umgänge hinaus.

Denkt man sich den durch das schmälere Band gebildeten Cylindermantel an den Rändern zusammenhängend und nunmehr durch einen geodätischen Schnitt normal zu der Berührungslinie der Umgänge aufgeschnitten, so erhält man das zum vorigen orthogonale Band des betreffenden Cylinders. Wickelt man dieses Band orthogonal zum verbreiterten, spiralig mit Berührung seiner Ränder aufgewickelten Bande auf den Cylinder, so ergibt sich, dass es für seinen nunmehr geringeren Steigungswinkel zu breit ist, dass somit seine Ränder sich überdecken. Es müsste also für die neue Stellung verschmälert werden, wenn die Ränder seiner Umgänge sich fortlaufend berühren sollten. Daraus geht hervor, dass bei Verbreiterung des ersten Bandes sein orthogonales Band sich verschmälern muss, wenn die ursprünglichen Berührungspunkte der Umgänge wieder zusammentreffen sollen. Wenn also ein als Cylindermantel aufgewickeltes Band sich gleichmässig verbreitert, so muss es sich, wenn der Cylindermantel nicht an Umfang zunehmen darf, in zur Bandbreite normaler Richtung verkürzen, resp. contrahiren. Widerstand gegen diese nothwendige Verkürzung wird somit entsprechende negative (Druck-)Spannung in der Längsrichtung des Bandes erzeugen müssen. Die Richtungen der zur Wirkung gelangenden Kräfte kreuzen sich also rechtwinkelig. Je nach dem Steigungswinkel des Bandes sind sie demnach tangential schief oder mehr longitudinal oder tangential.

Nehmen wir an, das Band bestehe aus rechtwinkelig sich schneidenden, in einer Richtung, normal zur Fläche elastisch biegsamen stofflichen Punktreihen, so müssen diese Punktreihen bei der Verbreiterung des Bandes ihre Lage zur Cylinderachse ändern. Die Längsreihen werden sich, bei gleichbleibendem Kreuzungswinkel, steiler, die Querreihen geneigter zur Längsachse stellen. Damit werden beide aber eine andere Krümmung erfahren, als sie anfangs besassen. Die Längsreihen werden sich mit der steileren Stellung der Richtung der Mantellinien, also einer geraden Linie nähern, d. h. ihre Krümmung verkleinern. Die Querreihen werden sich umgekehrt mit zunehmender Neigung der Richtung des Mantelumfanges, also der stärksten Krümmungslinie des Cylindermantels nähern, d. h. ihre Krümmung vergrössern. Leisten die Reihen der Gestaltsveränderung

irgendwelchen (Biegungs-)Widerstand, so resultiren hieraus Biegungsspannungen und zwar werden bei den ersteren Reihen die materiellen Punkte aussen genähert, innen entfernt, bei den letzteren umgekehrt innen genähert, aussen entfernt. Diese Biegungswiderstände haben übrigens für den Vorgang eine relativ geringe Bedeutung. Sie treten ganz zurück gegenüber den longitudinalen und tangentialen Zug- und Druckspannungen. Längs- und Querreihen der materiellen Punkte bilden dabei, ob Erweiterung des Cylindermantels eintritt oder ob derselbe gleichen Umfang behält, immer geodätische Linien.

Nehmen wir nunmehr an, dass das als Cylindermantel spiralig aufgewickelte Band sich ungleich verbreitere, in der Weise, dass die Bandränder resp. die longitudinalen Punktreihen so weit starr seien, dass sie immer geodätische Linien bilden, so wird, wie bereits früher ausgeführt wurde, aus dem Cylindermantel ein Kegelmantel. Hier treten dieselben Spannungsverhältnisse ein, wie wir sie bereits im Cylindermantel kennen gelernt haben. Infolge dessen will ich auch nicht weiter mehr auf die Einzelheiten eingehen, welche sich aus den geometrischen Verhältnissen, die früher schon dargelegt wurden, ergeben. Ich verweise daher diesbezüglich auf das früher Gesagte.

Verwickeltere Spannungsverhältnisse müssen sich ergeben, wenn, wie ebenfalls in den geometrischen Betrachtungen ausgeführt wurde, ausser dem ungleichmässigen Verbreiterungswachsthum ungleichmässiges Längenwachsthum des spiraligen Bandes eintritt. Das Band strebt dann danach, sich in der Fläche zu krümmen, und zwar je nachdem es seine Convexität nach aufwärts oder abwärts richtet, wird nach einer oder der anderen Seite Druck- resp. Zugspannung überwiegen.

Umgekehrt wird bei starken longitudinalen Druckspannungen (welche man bei einem entsprechenden mechanischen System von genügenden Dimensionen künstlich, z. B. durch äusserlich angewendeten Druck erzeugen kann) und bei ungleicher Dehnbarkeit nach verschiedenen Richtungen sowie Veränderlichkeit des Kreuzungswinkels auf passivem Wege derselbe Effekt erzielt werden. Die Gestaltung der Bänder, die Grösse der Kreuzungswinkel und die ganze Gestalt des Hohlkegels wird sich ändern. Spielen actives Wachsthumsbestreben und ausserhalb des Systems befindliche, auf dasselbe aber wirkende Druck- resp. Zugverhältnisse gleichzeitig eine Rolle, so wird das Endresultat schliesslich ebenfalls ein ähnliches, Druck- und Zugspannungen innerhalb des Systems werden nur gesteigert resp. vermindert durch die äussere Beeinflussung.

Haben wir es anstatt mit sehr dünnwandigen Rotationskörpermänteln mit Hohlcylindern resp. Hohlkegeln von mässiger Wanddicke, wie sie z. B. unser Bambushalm besitzt, zu thun, so bleibt der Gesammteffekt im Ganzen der gleiche, wenn auch in den Einzelvorgängen verwickeltere Spannungsverhältnisse auftreten müssen. Es werden von den inneren auf die äusseren Schichten, oder umgekehrt, Zug- resp. Druckspannungen ausgeübt werden. Findet radiales Dickenwachsthum in der Weise statt, dass alle Radialreihen von Elementen des ganzen Systems als solche erhalten bleiben, höchstens der Abstand der einzelnen Schichten ungleich wird, dass also auch ungleiches Wachsthum der Spiralzonen ausgeschlossen ist, so werden keine neuen Spannungen auftreten, ausser solchen, welche die Gesammtdimension des ganzen Körpers beeinflussen, wie ich nicht weiter auszuführen brauche. Aendern dagegen durch tangential oder longitudinal ungleichmässige (active oder passive) Stellungsänderung die ursprünglichen Elemente der Schichten ihr Verhältniss zu einander, so dass die Radialreihen sich krümmen, so finden noch andere Beeinflussungen statt. Dieselben sind von Zimmermann[1]) im Princip bereits klar auseinandergesetzt worden, so dass ich nichts beizufügen habe. Auf unseren Fall angewendet, kann man sagen: Findet in den beiden Richtungen der sich kreuzenden spiraligen Elementreihen der Wand ungleiches Wachsthum resp. Verschiebung statt, in der Art, dass zwar alle concentrischen Schichten in gleicher Weise, aber mit ungleicher Intensität wachsen, so werden die unter radialem Druck stehenden sich weniger (relativ in entgegengesetzter Richtung) die unter Zug stehenden sich stärker drehen — unter der Voraussetzung, dass Zug das Wachsthum beschleunigt, Druck verlangsamt. Verlangsamt auch Zug das Wachsthum, wie es nachgewiesenermaassen öfter der Fall ist, so würden damit die Differenzen im Verhalten gemindert, die Spannungen rascher ausgeglichen werden, wenn die äusseren Schichten unter Zugspannung stehen. Ist es aber umgekehrt, dass sich die äusseren Schichten stärker erweitern wollen, die inneren somit unter Zugspannung stehen, so würde in diesem Falle das gerade Gegentheil, Erhöhung der Spannungsdifferenz, eintreten müssen. Die resultirenden Umfangsverhältnisse der Körper ergeben sich aus diesen Betrachtungen von selbst.

Ich bin bisher wesentlich von der Annahme der Unveränderlichkeit der Kreuzungswinkel ausgegangen, wie sie in dem Zimmermann'schen Problem oder in einem idealen System denkbar ist oder

---

1) l. c. p. 559.

auch praktisch in künstlich aufgebauten Apparaten erreicht werden kann. Bei der Braun'schen Zwangsdrehung dagegen liegt die Sache anders. Das spiralige System eines Stammgebildes der höheren Gewächse ist ein sehr wenig rationelles Spiralsystem, wenn man diesen Ausdruck hier gebrauchen darf. Der ganze Aufbau ist nicht für derartige Entwickelung, für die auch kein biologischer oder physiologischer Zweck einzusehen wäre, geschaffen, infolge dessen müssen sehr unregelmässige Spannungsverhältnisse — Zerrungen und Quetschungen — eintreten. Die zwangsdrehenden Formen sind zwar in vieler Beziehung sehr interessant, aber reine Missbildungen.

Ein quellendes oder austrocknendes System spiralig geordneter Mycelle wird in seiner ganzen Ausdehnung gleichzeitig sich verändern, infolge dessen werden locale Zerrungen im Allgemeinen nicht eintreten, sondern harmonische Spannungen beherrschen relativ gleichzeitig das Ganze. In der drehenden Pflanze werden im günstigsten Falle wenigstens am unteren und oberen Ende des Längenwachsthum zeigenden Stammstückes sehr bedeutende, störende Spannungen auftreten müssen — abgesehen von den fortlaufenden geringeren Zerrungen, welche sich immer an der Grenze des bereits gestreckten und des noch nicht gestreckten Theiles ergeben müssen. Dabei habe ich ausserdem noch den günstigen Fall im Auge, dass, wie beim Bambus, ein gleichmässig sich steigerndes, resp. abnehmendes internodiales Längenwachsthum am betreffenden Stamme herrscht. Ist das nicht der Fall, so müssen auch inmitten des sich drehenden Stammes locale besonders starke Zerrungen entstehen.

Denken wir uns zunächst den Beginn der Streckung oberhalb ungestreckter Internodien, also eine plötzliche, starke Zunahme des Längenwachsthums, so muss die Insertionsspirale in ihrem Verlaufe förmlich geknickt werden und, wenn sie nicht sehr widerstandsfähig ist, resp. schwächere Punkte besitzt, wird sie einreissen, denn sie erleidet hier nothwendigerweise starke Zugspannungen. Figur 20 Tafel III soll die betreffenden Verhältnisse erläutern. Das Parallelogramm *a g h b* stelle ein Stück eines noch nicht gestreckten dünnwandigen hohlcylindrischen Stengels vom Umfange *c b* mit spiraliger Blattinsertion dar, welches der längslaufenden Faser nach aufgeschnitten und in die Ebene ausgebreitet ist. Ich halte mich als Vorbild für das Schema aber nicht an den gedrehten Bambus, sondern an Beispiele, wie sie H. de Vries sehr charakteristisch von Dipsacus darstellt, wo auf ungestreckte Stengelstücke, welche einem Wirtel zu vergleichen sind, plötzlich stark gestreckte folgen, welche den

langen Internodien zwischen den Wirteln entsprechen. Die Linien *a b, c d, e f, g h* seien die vier Umgänge der Blattinsertionen, die Linien *a g* und *b h* entsprechen den Fasern, zwischen denen der Längsschnitt geführt wurde und die mit *I, II, III,* bezeichneten schmäleren Parallelogramme drei Umgängen des noch nicht gestreckten spiraligen Internodialfeldes. Das sehr verlängerte Parallelogramm *A B C D* stelle gleichfalls diese drei Internodialumgänge dar, längs der Insertionslinie aufgeschnitten und in der Ebene ausgebreitet. Umgang *I* unterliege der Streckung nicht, *II* und *III* strecken sich. *I* bleibt also unverändert, auch die Faser, welche der Faser *e c* des Umganges *II* nächst gelegen ist. Umgang *II* hat das Bestreben, sich zu strecken und zwar würde er ungehemmt die Gestalt des Parallelogrammes *c d i k* annehmen. Die Folge wird sein, dass die Faser *e c* und die ihr benachbarten im höchsten Grade in ihrem Längenwachsthum gehemmt sind. Je weiter gegen *d f* gelegen, werden dagegen die Fasern sich um so besser strecken können. Die Hemmung wird eine Schiefstellung der Insertion *e f* und, da diese, wie wir zunächst einmal annehmen wollen, nicht krümmungs- und dehnungsfähig ist, nothwendigerweise eine Krümmung der Fasern bedingen in dem Sinne, wie die Randfaser *d f,* indem sie sich zu *d v* verlängert. Der Umgang *II* hat also nunmehr die Gestalt *c e d v* angenommen. Während dieser Vorgänge sind natürlich positive (Zug-)Spannung in der Insertion *e v* und negative (Druck-)Spannung in den sich streckenden Fasern vorhanden und je nach den Widerständen, welche sich in diesen beiden mechanischen Factoren ergeben, kann der Erfolg des Vorganges verschieden ausfallen. Neben möglicher Dehnung der Insertion und Hemmung und Krümmung der Faser kommt je nachdem auch noch weiter hinzu ein Bestreben, den Winkel zwischen beiden Trägern des Vorganges zu verändern. Dasselbe wird wachsen mit zunehmender Starrheit der Faser, indem sich im äussersten Fall bei Streckung der Faser *d f* bis zur Grösse *d m* der Winkel α zu β verkleinern würde, wenn *e f* nachgiebig genug wäre, sich bis zum Punkte *m* zu verlängern. Umgekehrt wird, wenn die Insertion *e f* starr und nicht dehnbar ist, die wachsende Faser sich zu ihr in stumpferem Winkel zu stellen suchen. Je spitzwinkeliger die Kreuzung im Allgemeinen wird, um so mehr wird die Componente, welche in die Richtung der Insertion selbst fällt, anwachsen und als — eventuell dehnende — Zugspannung wirken.[1])

1) Es würde zu tief in schwierigere Theile der Mechanik hineinführen, wenn ich versuchen wollte, die wesentlichen hier wirkenden Dreh- resp. Abscheerungs-

Denken wir uns die Streckungsintensität entsprechend dem Gange der grossen Wachsthumsperiode immer stärker anwachsend, so wird schliesslich, indem wir nunmehr wieder auf den Fortgang der Dinge unter unserer ersten Annahme zurückgreifen, das Endresultat des Längenwachsthums des Umganges *II* folgendes sein: Entweder ein dem erreichten ähnlicher, entsprechend weiter vorgerückter Zustand oder aber es wird die Insertion, wenn in der Nähe von *c e,* wo die grösste Zugspannung stattfindet, ein schwacher Punkt sich befindet, durchrissen werden. Es wird hier eine Trennung der Fasern stattfinden und das bereits gebildete Stück *e v f* (welches unterdessen selbst noch weiterwachsen kann) wird in die Höhe getragen werden. So bildet sich unterhalb des bereits schiefgestellten Theiles infolge der Losreissung ein Stück gestreckten Internodiums. Aus *II* ist nunmehr *II' (c d l n m)* geworden. Ein Theil der Energie ging natürlich mit der Ueberwindung der Widerstände, ein anderer Theil durch correlativ gesteigertes radiales Dickenwachsthum der Wand verloren. Für das, was weiter aufwärts geschieht, ist dieser Vorgang ohne Bedeutung. Mit dem Insertionsstück *l n* ist auch der Umgang *III (l n o p)* bereits schief gestellt worden. Dieser hat entsprechend seinem Wachsthumsbestreben unterdessen bereits begonnen, zu der Grösse des Parallelogramms *III' (l n q r)* heranzuwachsen. Seine Faser *e g* grenzt in ungestrecktem Zustande an die Faser *d f* von *II,* infolge dessen muss auch die verlängerte Faser *l q* von *III'* an die verlängerte Faser *m n* von *II'* grenzen. Sie kann nicht ihre gerade Richtung und Länge beibehalten, resp. erreichen, sondern sie muss sich entsprechend *m n* zu *l s* krümmen und verkürzen. Infolge dessen werden nunmehr anstatt der bisherigen ganz neue Spannungsverhältnisse eintreten: Es werden mit der Schiefstellung sofort die früher bereits auseinandergesetzten, sich kreuzenden, schief tangentialen Druckspannungen resp. Widerstände zur Entstehung kommen, sowohl in der Richtung der Faser, als in der Richtung der Insertion, und das weitere Verhalten wird davon abhängen, welche von beiden überwiegen, also wie sich die jeweiligen Widerstände verhalten. Bleibt der Kreuzungswinkel erhalten, resp. bleibt er grösser als er nach der nunmehrigen Länge von Faser und Spirale im Verhältniss zum bisherigen Stammumfang sein dürfte, so muss sich der Umfang erweitern, der Stamm baucht

---

kräfte bis ins Einzelne zu analysiren. Es liegt dies nicht im Plane vorliegender Abhandlung.

sich unter Drehung in der Richtung des Faserverlaufes auf. An sich starre Kreuzungswinkel und starre, gar nicht dehnbare Insertionen kommen in der Natur kaum vor, infolge dessen wird die Grösse der ersteren wesentlich davon abhängen, ob die longitudinalen oder die tangentialen Druckcomponenten resp. Widerstände überwiegen.

Bei longitudinalem Ueberdruck wird tangentiale Zugspannung entstehen, welche, wenn die Insertion dehnungsfähig ist und ihre Richtung diejenige der tangentialen Zugspannung unter einem Winkel von weniger als 45° kreuzte, Dehnung erzeugen muss. Fällt andrerseits bei spitzem Kreuzungswinkel eine Componente in die Richtung der Insertion, so wird ebenfalls, wie schon betont, bei Dehnungsfähigkeit Verlängerung derselben entstehen. Indessen beabsichtige ich nicht, alle Möglichkeiten theoretisch hier im Einzelnen zu erörtern, nachdem wir ohnehin bei dem gedrehten Bambus nochmals auf diese Verhältnisse zurückkommen müssen.

Ich habe bisher das Verhalten der spiralig gebauten Halmwand resp. eines ähnlich aufgebauten Systems allein für sich betrachtet. Indessen ist zu beachten, dass dieselbe auf ihrer Innenseite unlösbar verbunden war mit der Spiralplatte des Diaphragmas. Die Umgänge dieser Spiralplatte mussten bei dem überwiegenden Längenwachsthum des Halmes mit grosser Kraft auseinandergezogen werden. Anfänglich, bei sehr geringem Steigungswinkel der Insertionsspirale, fiel die Richtung dieser Erweiterung, welche nahezu rechtwinkelig zu den Umgängen geschah, fast mit der Längsachse des ganzen Halmes und demgemäss auch mit dem inneren Rand des bis zur Halmachse reichenden Diaphragmas zusammen. Die zunehmende Erweiterung des Abstandes der äusseren Umgänge bedeutete also für die innersten Theile des Diaphragmas annähernd einen longitudinalen Zug. Er fällt zwar nicht ganz mit der Richtung der Kraft zusammen, welche wir ausüben, wenn wir eine längere enge Spiralfeder (etwa aus Messing oder Stahldraht) an den beiden Enden auseinanderziehen („spannen"), indessen muss die Wirkung nahezu die gleiche gewesen sein: die freie Spirale verlängert und *verengert* sich. Durch die Verengerung muss aber jeder ihrer Punkte einen radial gegen ihre Achse gerichteten Druck ausüben, resp. wenn sich von aussen (z. B. von einer um sie gelegten und mit ihr verbundenen verlängerbaren Röhre) Widerstand ergibt, ein Zug von Aussen nach Innen ausgeübt werden. Dem entspricht ein als Gegenzug zur Wirkung kommender Widerstand von Innen nach Aussen.

Richtig ist, dass die Sache bei unserem Bambus eigentlich um-

gekehrt verlief, indess kommt das mechanisch im Grunde auf dasselbe hinaus, jedenfalls ist der Effect der, dass die sich ausdehnende und verlängernde Halmwand das Diaphragma in radialer und longitudinaler Richtung immer mehr spannen musste. Die Platte des Diaphragmas, wenigstens seine Radialfasern und die inneren Tangentialfasern waren also dabei positiv gespannt, die Wand, deren Fasern sich unter dem Radialzug tangential zu nähern bestrebt sind, sowie unter Umständen auch die spiraligen Punktreihen der äusseren Zone des Diaphragmas waren dagegen, wenigstens anfangs, negativ gespannt. Die Neutralfaser oder -Schicht konnte unter diesen Umständen in einer spiraligen Linie innerhalb der Diaphragmaplatte verlaufen.

Um diese Verhältnisse besser als nur mit Worten klarstellen zu können, verweise ich auf die Figg. 11—13 Taf. II. Fig. 13 stellt ein aus „Paraplatten“ [1]) hergestelltes und in der geschilderten Weise gespanntes Diaphragma dar. Der oberste, stark gespannte Umgang zeigt, dass die Neutralfaser hier etwa in der Mitte der Breite der Spiralplatte verlaufen muss, denn die auf die Platte gezeichneten Vierecke stellen in ungespanntem Zustand lauter gleich grosse Quadrate (von 1 cm^2) dar.

Zu dem Apparate bemerke ich, dass er in folgender Weise hergestellt wurde: Auf einer ebenen hölzernen Platte sind fünf gerade, genau cylindrische Stäbe aus Spanischrohr (sog. Petty-(?)Rohr der Korbflechter) normal befestigt. Auf ihnen laufen mittelst genau passender, senkrecht gebohrter Löcher kleine Klötze von hartem Holz als Führungsstücke. Letztere besitzen normal zur Richtung der Bohrung auf einer Seite geradläufige tiefe Nuten, welche bis dicht an das Bohrloch reichen. Die Nuten sind so breit, wie die Dicke des Stahldrahts einer Spirale, deren Umgänge in ihr laufen. Damit die Drahtspirale bei Spannung des Apparates nicht aus der Nute weichen kann, ist ein Drahtstift so in der Richtung des Führungsloches durch den Klotz geschlagen, dass gerade der nöthige Raum zwischen dem Stift und dem Boden der Nute frei bleibt. Der Durchmesser der Drahtspirale muss in ungespanntem Zustande (mit sehr langsam ansteigenden Umgängen) genau den Maassen, welche durch die Stellung (in einem Kreis) und die Dimensionen der parallelen, federnden Stäbe gegeben sind, entsprechen. Sie wird so in die Nuten der

---

1) Ein ausgezeichnetes, sehr dauerhaftes Material von sehr gleichmässiger Dicke und Elasticität, durch das Geschäft von Drebes in Aschaffenburg bezogen.

Klötze auf der Innenseite der Stäbe eingeführt, dass dadurch alle Klötze fortlaufend mit einander verbunden sind. Der Zweck der verhältnissmässig starken Klötze, welcher auch annähernd durch die geschilderte Construction erreicht wird, ist der, die (annähernd) rechten Kreuzungswinkel zwischen Stäben und Stahlspirale auch bei Spannung zu erhalten. Die Klötze können, wenn sie sich zu leicht auf der Spirale verschieben, durch kleine Schraubenklammern auf ihr festgehalten werden, so dass ihre Entfernung sich nicht ändern kann.

Vergleichen wir den Apparat mit unserem Bambus, so entsprechen die Stäbe den Halmfasern, die Spirale der Blattinsertion resp. der Nodalzone der Halmwand.

Fig. 12 zeigt den Apparat in gespanntem Zustande mit von unten nach oben zunehmend erweiterter Spirale in einer Stellung wiedergegeben, in welcher die Windungen der Spirale, resp. die unteren Partien der Stäbe annähernd in einen Kegelmantel fallen. Aus dem ursprünglichen Cylindermantel ist also durch die Verschiebung ein Kegelmantel geworden. Dabei bildet die Spirale eine geodätische Linie, während die Stäbe die Lage ihrer orthogonalen Trajectorien (in abgewickeltem Zustande aus Kreisstücken bestehende parallele Curven darstellend) andeuten.

War im ungespannten Zustand des Apparates das Gummidiaphragma an den Klötzen befestigt (Fig. 13) und dann der Apparat gespannt worden, was mangels verwickelterer Constructionen mittelst der Hand geschah, so ergab sich die aus dem Bilde zu entnehmende Verzerrung der Quadrate und die relative Verschiebung der radialen Linien, welche dem bereits über die Spannungsverhältnisse Vorgetragenen entspricht, wie ich nicht weiter auszuführen brauche.

Würde der so stattfindende Zug durch fortschreitende Erweiterung der Spirale noch mehr gesteigert werden, so würde schliesslich dasselbe eintreten, was am Halmdiaphragma eintrat. Es würde der Innenrand des Diaphragmas, wo die stärkste Spannung stattfinden muss, radial einreissen.

Denken wir uns nunmehr die Spirale des Apparates selbst in ihrer Längsrichtung elastisch dehnbar, wie das Gummidiaphragma, und die Druckkräfte, welche die Spiralwindungen von einander zu entfernen streben, so anwachsend, dass sie den radial centripetal wirkenden Widerstand des Diaphragmas immer mehr zu überwinden vermögen. Es wird dann der Moment eintreten, wo die Spirale selbst (entsprechend der Insertionszone des Halmes) unter dem wachsenden longitudinalen

Druck, welcher tangentiale Zugspannung in ihr erzeugen muss, gedehnt wird. Die sich verlängernden Stäbe, welche ohnehin nach Aussen convex gekrümmt sind, streben nach Aussen sich noch weiter zu krümmen, sich „auszubauchen“, indem sie sich von einander entfernen.

Wächst schliesslich der Widerstand der elastisch gedehnten Diaphragmaplatte und Spirale so, dass längs ihr keine weitere Aufbauchung möglich ist, so werden sich die einzelnen Stababschnitte zwischen den Spiralumgängen besonders ausbauchen, so dass die Spiralumgänge selbst relativ eingezogen und die Stäbe wellenförmig gekrümmt erscheinen. Gleichzeitig wird der Kreuzungswinkel des Gesammtverlaufes der Stäbe mit der Spirale aus einem rechten Winkel allmählich in einen stumpfen übergehen.

Die Ausbauchung der nach oben zunehmend stärker gestreckten Fasern hatte also den Effect, mit der Umfangvergrösserung des Mantels den Ränderwinkel des Internodialfeldes und damit die relative Höhe des Kegels zu verkleinern. Wir haben also hier den bereits im geometrischen Theile theoretisch behandelten Fall, bei welchem Krümmung des Feldes in der Fläche eintreten muss, und zwar eine Krümmung, welche ihre Concavität der Kegelspitze, die Convexität der Kegelbasis zukehrt. Ferner muss der Ränderwinkel des Mantelfeldes zwischen den Spiralumgängen nach oben etwas abnehmen. Ganz dasselbe musste unter gleichen Umständen am Halme geschehen, und den Effect aller dieser Vorgänge sehen wir thatsächlich an unserem gedrehten Bambus in ganz typischer Form, wie sie geschildert wurde.

Dass besonders die untere Internodialzone stärker aufgebaucht ist, liegt an dem Wachsthumsgange des Gramineeninternodiums. Im Beginne des Vorganges war der longitudinale Druck verhältnissmässig geringer. Während dieser Zeit entstand die obere Internodialzone und erlangte bereits eine bedeutende Festigkeit. Erst als der longitudinale Druck mit der verhältnissmässig frühen Verfestigung des Diaphragmas und der zunehmenden Faserverlängerung eine bedeutende Höhe erreicht hatte, erzeugte die basale Meristemschicht die untere Internodialzone. Das neugebildete resp. sich bildende weichere Gewebe gab dem Längsdruck nach und wich nach Aussen, der bereits vorhandenen Krümmung entsprechend, aus. Erst dann, als alle diese Vorgänge zu einer Zeit, in der das Diaphragma bei aller Widerstandsähigkeit noch dehnbar und wachsthumsfähig genug war, sich abgespielt hatten, resp. im letzten Moment der Spannung, riss die Platte

bis an die Grenze der Halmwand ein. Damit muss aber auch die Tangentialspannung ihr Ende gefunden haben, indem das Längenwachsthum allmählich wieder erlosch.

Die resultirenden Verhältnisse der geschlossenen Vorgänge mussten sich infolge der localen Unregelmässigkeiten zum Theil übrigens besser durch Rechnung als durch die Messung erweisen lassen. Ich habe solche Berechnungen angestellt und ihr Resultat, welches am Schlusse dieses Abschnittes mitgetheilt wird, bestätigte obige Folgerung: Der Ränderwinkel des Internodialfeldes ist thatsächlich etwas zu klein für die Grösse der Aufbauchung des umgekehrten Kegelstumpfes, also muss es, wenn auch nicht direct sichtbar, doch in der Mantelfläche ein wenig gekrümmt sein. Seine Oberfläche stellt also nur annähernd ein geodätisches Band der Kegelfläche dar. Es bildet dies eine weitere Bestätigung dessen, was am Schlusse des geometrischen Abschnittes über die Aenderung des Neigungswinkels der Faser bereits erwähnt wurde.

Ich muss natärlich darauf verzichten, eingehend die Verhältnisse des jugendlichen Diaphragmas während der Drehung zu behandeln und kann nur ganz allgemein einige Bemerkungen darüber machen, welche sich einerseits aus mechanischer Betrachtung, andererseits aus dem entwickelungsgeschichtlichen Verhalten von Diaphragma und Halmwand beim normalen Bambushalm ergeben. Zunächst ist die früher bereits besprochene, unter fortgesetztem abnormen Flächenwachsthum verlaufende Dehnung seines Gewebes, welches normal nur geringen Spannungen ausgesetzt ist, sehr bedeutend. Die Längszunahme der inneren Zonen der Platte beträgt das mehrfache der normalen. Zugleich wurde das senkrecht hiezu gerichtete Flächenwachsthum nicht vermindert, sondern eher erhöht, denn trotz der Verlängerung der inneren Partie reicht sie, wo der innere Rand erhalten ist, auch in dem aufgebauchten Halmtheil bis nahezu zur Halmachse. Gleichwohl muss man annehmen, dass auch das spiralige Diaphragma keine anderen Wachsthumsanlagen mitbekommen hat als das normale. Die genaue Zunahme gegenüber den normalen Dimensionen an einem erwachsenen Halm ähnlicher Grösse konnte ohne Oeffnung des Halmes übrigens nicht festgestellt werden.

Mit dieser mechanischen Darlegung, welche unter gewissen Voraussetzungen fast alle am gedrehten Halme beobachteten Verhältnisse einfach zu erklären vermag, stimmt der in Tabelle I geführte Nachweis überein, dass die Insertionslinie des gedrehten Halmes in dessen

aufgebauchter Partie wirklich verlängert ist, gegenüber der Halmbasis. Am normalen Halme nehmen die einzelnen Blattinsertionen mit dem Umfange nach oben ziemlich gleichmässig an Länge ab. In dem gedrehten Halme dagegen nehmen sie, abgesehen von den paar untersten Insertionen, welche der stärker verdickten Halmbasis entsprechen, von unten nach oben zu, sind in der aufgebauchten Region im Allgemeinen am grössten und nehmen erst höher oben wieder ab. Die Zunahmen und Abnahmen sind nicht ganz gleichmässig, denn die einzelnen Blattlängen schwanken etwas, aber die mittleren Maasse der grösseren Gruppen von Insertionen lassen sie deutlich erkennen.

Die Insertionen von Blatt	8—14	messen	durchschnittl.	19,9 cm	Länge
	15—21	„	„	20,1 „	„
	22—28	„	„	20,3 „	„
	29—35	„	„	20,0 „	„
	36—42	„	„	19,0 „	„
	43—49	„	„	18,4 „	„
	50—54	„	„	18,0 „	„

Der grösste Umfang des Halmes zwischen Blatt 31 und 32 fällt zwar ein wenig über die grösste Blattbreite (Blatt 27 misst 21,2 cm) hinaus, indessen stimmen, wie gesagt, die allgemeinen Verhältnisse sehr gut zusammen und auch an den normalen Halmen finden sich nicht unbedeutende Unregelmässigkeiten in den Insertionslängen.

Also alle die genannten Verhältnisse sprechen augenscheinlich dafür, dass tangentialer Zug in der Halmwand stattgefunden haben muss.

Dem scheint nun die im Abschn. II betonte Thatsache zu widersprechen, dass ausser am oberen und unteren Ende der Drehung, wo plötzliche starke Faserkrümmungen resp. Hemmungen des Längenwachsthums eintraten, sich nirgends deutliche Spuren von Zerrungen in der Halmwand selbst finden. Die Radialrisse des Diaphragmas gehen höchstens bis zur Innenwand und reichen nie in die Wand selbst hinein. Die infolge der Austrocknung in der Nodalzone der Wand entstandenen Tangentialspannungen erzeugten zwar zahlreiche, dem Faserverlaufe folgende kleine Spalten, aber diese fallen fast nie mit den Radialrissen des Diaphragmas zusammen.

Den Radialrissen des Diaphragmas entsprechen vielfach sogar Knickungen in der Wand. Aus diesen hätten, wie man schliessen könnte, durch eine dehnende Kraft bei der mässigen tangentialen Verfestigung unbedingt Spalten entstehen müssen.

Die Erklärung für diese auffallenden, den vorhin auseinandergesetzten scheinbar widersprechenden Verhältnisse liegt darin, dass das Längenwachsthum der Internodialfaser, als es zum Einriss der äusseren (letzten) Diaphragmazone gekommen war, erlosch. Der Bruch der äusseren, ausserordentlich starken Diaphragmagewebe, welche sich bereits bedeutend verfestigt hatten (wie die Bruchstellen beweisen), war die letzte Leistung des internodialen Längenwachsthums. Mehrfach reichen die Radialrisse übrigens nicht einmal bis zur Innenfläche der Wand. Dass die Austrocknungsrisse nicht mit den Radialspalten des Diaphragmas zusammenfallen, beruht darauf, dass die tangentiale Zugspannung in der Nodalportion der Wand gerade über den intakten Diaphragmastücken entstehen musste, während an den Knickungen eine tangentiale Compression der äusseren Wandschichten stattfand.[1])

Ein weiterer Punkt in der ganzen Frage ist nunmehr klar zu stellen, welcher nicht mechanischer, sondern physiologischer Natur ist. Warum sind die unter tangentialer Zugspannung stehenden Wände des gedrehten Halmes radial verdickt und zwar besonders stark in der unteren Internodialzone, wo doch nach dem Vorgetragenen die stärkste Dehnung stattgefunden haben muss? Ferner: Wie ist es denkbar, dass ein unter Zugspannung stehendes wachsendes Gewebe, wie dasjenige des Diaphragmas so bedeutende abnorme Dimensionen annehmen kann?

Die Antwort darauf kann nur lauten: Durch abnorm gesteigertes, correlatives Wachsthum infolge der ausserordentlichen Hemmung des internodialen Längenwachsthums. Direct kann ich das freilich nicht beweisen, denn ich war leider nicht in der Lage, im Längenwachsthum begriffene, geeignete Bambushalme zu experimentellen Versuchen benützen zu können. Es gelang mir dagegen, an wachsenden Bocconia-Internodien unter starkem Längsdruck, welcher das Längenwachsthum auf etwa die Hälfte des normalen reducirte, mehrere Male nicht bloss die schon bekannten correlativen Wandverdickungen, sondern auch, wenn auch nicht bedeutende Erweiterungen der Stengelhöhle zu erzielen. Ich kann zwar nicht beweisen, dass in den aufgebauchten Partien während des Vorganges tangentiale Zug-

---

1) Damit ist meine frühere, nicht ganz zutreffende Darstellung des Vorganges, wie er in dem Ber. d. D. bot. Ges. ganz kurz angedeutet wurde, berichtigt.

spannung herrschte, auch nicht aus den anatomischen Bildern, indessen ist es nicht unwahrscheinlich.[1])

Dass die Halmwand unter den besagten Umständen gleichzeitig abnormes, radiales und tangentiales Wachsthum erfuhr, ist, wenn auch nicht durch das Experiment bewiesen, so doch als Thatsache nicht zu bezweifeln. Ueber die Möglichkeit, dass das Diaphragmagewebe unter ausschliesslicher Zugspannung durch die Hemmung des Wachsthums benachbarter Theile correlativ so sehr sich auszudehnen vermag, ist gar nichts bekannt. Diese Frage verlangt speciell eingehende Untersuchung, welche zu machen ich nicht in der Lage war. Jedenfalls ist die Thatsache des abnormen Wachsthums gegeben und ebenso ist an der Entstehung gleichzeitiger Zugspannungen während der Entwickelung nicht zu zweifeln.

Vergleicht man in Tabelle I die Reihen *B*, *C* und *F*, sowie in Tab. II die Reihe *L*, so fällt sofort auf, dass im oberen Theile des Halmes bei langsam abnehmendem Umfang der zur Faser normale Umfang doppelt so rasch abnimmt und dass gleichzeitig die Bandbreite und der Steigungswinkel der Insertionsspirale bis zum cm 210 zunehmen. Es besagt dies, dass die Aufbauchung im oberen Halmtheil im Verhältniss weniger auf Rechnung der tangentialen Dehnung als der Verbreiterung und Schiefstellung des Internodialfeldes vor sich ging. Dabei musste die negative Longitudinalspannung der Wand verhältnissmässig stärker werden, wie in der Halmmitte. Dies geht nun thatsächlich aus dem im Durchschnitt wenn auch nur um weniges stumpferen Kreuzungswinkel, sowie den grösseren Unregelmässigkeiten (localen Aufbauchungen und Einziehungen) der Wand hervor. Gleichzeitig bleibt die Wanddicke, wie früher bereits erwähnt, nur um ein Geringes hinter der Mitte des Halmes zurück. Also haben wir hier im Verhältniss zu der Höhe der Halmregion ein noch mehr wie in der Mitte gesteigertes correlatives Dickenwachsthum.

Es liegt nahe, hier anzunehmen, dass das für die obere Halmregion abnorm gesteigerte Längenwachsthum, das bedeutendste am ganzen gedrehten Halme, selbst correlativ gesteigert wurde durch die Hemmung des Längenwachsthums der unteren Halmtheile. Das correlativ gesteigerte Längenwachsthum führte durch seine Hemmung seiner-

---

1) Die Versuche bieten vor Allem die Schwierigkeit, dass an Internodien von unzureichendem Querschnitt bei stärkerem Druck allzu leicht Krümmungen stattfinden. Dieselben werden übrigens mit anderen einschlägigen fortgesetzt, und ich werde später darüber besonders berichten.

seits wiederum relativ noch mehr gesteigertes, correlatives, radiales Dickenwachsthum herbei.

Auffallend sind, wie gesagt, die Unregelmässigkeiten in dem oberen Halmstück. Sie erklären sich vielleicht aus dem starken Gegensatze der beeinflussenden Factoren: Relativ stärkste Longitudinalspannung bei geringer Anlage der Faser zu tangentialem Wachsthum.[1])

Wie verwickelt der ganze Vorgang war, wird übrigens in noch helleres Licht gesetzt, wenn man berücksichtigt, dass die Drehung und umgekehrt kegelförmige Aufspreizung des unteren Halmtheils nicht von ursprünglich cylindrischer, wie zur Vereinfachung angenommen, sondern von der Gestalt eines annähernden aufrechten Rotationskegels ausging. Es fand also zuerst gewissermaassen der umgekehrte Process statt. Die Wahl des Cylinders als vereinfachende Ausgangsgestalt war insofern vollberechtigt, als die Umformung von dem aufrechten zu dem umgekehrten Kegel durch cylindrische Gestalt hindurchführt.

Es ist in hohem Grade bewunderungswürdig, wie in diesem complicirten System von Spannungen verhältnissmässig so geringe Störungen auftraten, bezw. ein so allgemeines Gleichgewicht herrschte. Dasselbe beruht offenbar neben der verhältnissmässigen Dünne der Halmwand und der Gleichmässigkeit ihres Gefüges auf der überaus grossen Regelmässigkeit des Bambuswachsthums, welches in der Ausgestaltung des gedrehten Halmes das mögliche Mindestmaass von Spannungen erreichte.

Die ausschlaggebenden Factoren bei dem Endresultate waren also: Einerseits die dem Internodialfelde zweifellos als Anlage innewohnende, in arithmetischem Verhältniss sich steigernde und wieder abnehmende Wachsthumsintensität der aufeinanderfolgenden Abschnitte, andererseits der sehr regelmässige Bau der Wand, der in Analogie mit dem normalen Halm auf nach oben ebenso regelmässige Abnahme der Widerstände schliessen lässt.

Anhang.

Eine Berechnung der wirklichen Verhältnisse musste zu allem Ueberfluss über die angenommene Krümmung des Internodialbandes in der Kegelfläche absolut sichere Auskunft geben. Die Messungen hatten, wie früher ausgeführt wurde, ergeben, dass die Bandränder, wenn das Band in die Ebene abgewickelt wurde, in ihrem Gesammt-

1) Vgl. übrigens auch die etwas grösseren Unregelmässigkeiten bei der Längenabnahme der oberen Internodien des normalen Halmes Fig. 19.

verlauf geraden Linien wenigstens sehr nahe kommen, das Band also ein annähernd geodätisches Band des Kegelmantels sein müsse. Demnach musste auch die als Kreisfläche angenommene[1]) Grundfläche des Kegelstumpfes (der grössten Aufbauchung des berechneten Halmstückes entsprechend), sowie ihre Gegenfläche in bestimmtem Verhältniss stehen.

Ich habe eine Reihe solcher Berechnungen angestellt, habe aber dabei die Aufbauchung der unteren Internodialzone nicht mit in Rechnung gezogen, sondern nur diejenige der oberen Internodialzone, also die Grössen der Tabelle I, *C*, 2. indem ich aus der spiraligen Maasslinie, welche die betreffenden Grössen lieferte, direct nach bekannten Formeln die jeweiligen Umfänge berechnete. Ich legte also der Berechnung einen mathematischen Kegelstumpf zu Grunde, dessen Umfänge der Dicke des Halmes, aus seiner oberen Internodialzone berechnet, entsprachen. Im Uebrigen wählte ich für die Berechnungsversuche möglichst regelmässig gestaltete Halmstücke aus. Unter anderem dasjenige zwischen dem cm 67,5 und dem cm 140, dessen Ergebniss ich hier mittheilen will. Das Stück bildete einen umgekehrten Kegelstumpf von 72,5 cm Höhe, 23,2 cm Grundflächenumfang (bei cm 140) und 21,0 cm Gegenflächenumfang (bei cm 67,5). Das ihn spiralig umziehende Band besitzt bei cm 67,5 7,3 cm Breite, bei cm 140 9,8 cm Breite und eine Länge von 178,4 cm. Diese Länge wurde mittelst Fadens gemessen im oberen 5. Siebentel des Internodialfeldes, wo die Aufbauchung die geringste ist, während der Insertion selbst etwas hervorragt und genau zu messen schwierig ist (vgl. die Bemerkung zu Tab. I). Am unteren, spitzen Ende des Kegelstumpfes war die Aufbauchung der unteren Bandzone so minimal, dass sie vernachlässigt und die oben angegebene Grösse des Umfanges mit 21,0 cm in Rechnung gezogen wurde. Für das obere Ende des Abschnittes dagegen ergab sich aus der Zugrundelegung der kürzesten Bandlänge von 24,5 cm eines Umganges[2]) und dessen Höhe zwischen entsprechenden Punkten der nämlichen Mantellinie nach bekannten Rechnungsmethoden 22,19 cm Umfang statt der direct gemessenen 23,2 cm. Der in Rechnung zu ziehende Rotationskegel mass also auf 72,5 cm Höhe 22,19 cm Grundflächenumfang und 21,0 cm

---

1) Was, da es ja nur auf den Umfang ankommt, vollkommen berechtigt ist.

2) Die grösste Bandlänge auf derselben Strecke (in der unteren Internodialzone) gemessen, ergab 25,8 cm auf einen Bandumgang. Hieraus berechnete sich ein Umfang von 23,4 cm. Gegenüber dem direct gemessenen Umfang von 23,2 cm zeigt dies, wie die Aufbauchuug der basalen Bandzone den wirklichen Umfang überwiegend beeinflusst.

Gegenflächenumfang. Der Winkel, welchen die Bandränder einschliessen, ergab sich aus der Länge des Bandes und der Differenz der Breiten an seinen Enden zu 47′ 49″. Der Centriwinkel eines Kreissektors, welcher den Mantel eines Rotationskegels von den angeführten Dimensionen bildet, misst dagegen 55′ 34″. Infolge dessen würde das obige Band, wenn es ein geodätisches wäre, eine Grundfläche von nur 22,01 cm Umfang statt der berechneten 22,19 cm ergeben. Wie hieraus zu ersehen, bildet das Internodialfeld kein wirkliches geodätisches Band, sondern nur ein angenähertes. Sein Ränderwinkel ist etwas kleiner als er sein müsste, infolge dessen ist es in der Fläche gekrümmt und zwar wendet es die Convexität seiner Krümmung dem oberen, verdickten Halmtheile, die Concavität der Halmbasis zu. Damit ist auch bewiesen, dass die longitudinale Druckspannung und als ihre Folge tangentiale Zugspannung in dem betr. Halmstück überwog.

VII.

Kurze Mittheilung über Resultate einiger Versuche an lebenden Pflanzen.

Der Versuch, geeignete Pflanzen durch unnachgiebige Spiralzonen zur Torsion ihrer Achse zu zwingen, ist meines Wissens bisher nicht angestellt worden, vielleicht deshalb, weil man es nicht für der Mühe werth hielt, eine so selbstverständlich scheinende Sache praktisch zu erproben. Es schien mir bei meiner Beschäftigung mit der Frage der Zwangsdrehung aber doch angezeigt, ihn einmal zu machen, um auf eine ganze Reihe von Fragen Antwort zu erhalten.[1])

Die Versuche wurden 1892 geplant, zum Theil bereits 1893 angestellt und seitdem mehrfach wiederholt. Besonders wurden dazu, da die Auswahl der zur Verfügung stehenden geeigneten Arten nicht gross war, Asparagus officinalis und Bocconia cordata benützt. Die Ausführung bestand in Herstellung von mehr oder weniger nachgiebigen bis unnachgiebigen Spiralzonen aus Collodium oder Zwirn-

1) Ich bemerke ausdrücklich, dass ich diese Versuche, an die sich eine grössere Reihe anderer anschloss, über Hemmung des Längenwachsthums und Beeinflussung des Tangentialwachsthums hohlcylindrischer Stämme, die zum Theil noch nicht zum Abschluss gekommen sind, hier an dieser Stelle nur vorläufig erwähne und später darauf zurückkommen werde.

Ueber das Verhältniss des mechanischen Vorganges solcher künstlicher Drehungen mittelst einer unnachgiebigen Spiralzone, z. B. eines Fadens, zu der echten Braun'schen Zwangsdrehung vgl. den Anfang der „Geometr. Betrachtungen".

fäden, die mit Collodium (mittelst Pinsel) befestigt wurden oder aus Gummibändern. Manchmal wurden die Enden mit quer durch den Stengel gesteckten dünnen Nadeln befestigt. Die benützten Stengel mussten natürlich in möglichst intensiver Streckung begriffen sein. Gerade in der Zeit des stärksten Wachsthums ist aber häufig die Anlegung der unnachgiebigen Spiralzone unmöglich oder sehr erschwert, man muss sich daher mit relativ geringeren Wachsthumsintensitäten behelfen.

Ich will hier von diesen Versuchen übrigens nichts weiter mittheilen, als dass es mit Leichtigkeit gelingt, auf die geschilderte Weise Stengel zu dauernder Drehung zu bringen.

Um nur ein Beispiel von Asparagus anzuführen, welches den Gang der Gesammtdrehung in Kürze demonstriren soll, so ergab eine Pflanze von 18,15 cm Länge, von der ein 9,55 cm langes Stück unterhalb der Endknospe $15^2/_5$ annähernd gleichweit entfernten Fadenumgängen versehen worden war, vom 2.—9. Mai 1893 folgendes Resultat: Der umwickelte Abschnitt streckte sich in dieser Zeit von 9,55 cm auf 16,1 cm Länge und seine Spitze drehte sich dabei um 212^{0}.[1])

Wenn es gelingt, in sehr jugendlichen Stadien die unnachgiebige Spiralzone anzulegen, so kann man während der Drehung jene durch einen Schnitt unterbrechen, wie de Vries es an seinen drehenden Dipsacus gethan hat, ohne dass die Drehung dadurch gestört wird. Nach den Ausführungen in den vorhergehenden Abschnitten ist dies mechanisch sofort begreiflich.

Ebenso gelangen unter Anderem Versuche mit Bocconia cordata, bei der mehrfach eine deutliche Aufbauchung neben schwacher Wandverdickung auftrat. In diesen Fällen war einfache Hemmung des Längenwachsthums und Anlegung einer wenig nachgiebigen Spiralzone combinirt werden. Es entsprechen diese Versuchsbedingungen einigermassen den Bedingungen, unter welchen sich der gedrehte Bambushalm entwickelte.

Stärkere correlative Wandverdickungen, zum Theil auch mit tangential verstärktem Wachsthum wurden erzielt durch einfache Hemmungen des Längenwachsthums einzelner Internodien, indem

---

1) Vgl. Figur 7 Tafel I. Dieselbe gibt einen unter ähnlichen Bedingungen gedrehten Spargelschössling wieder. Sie rührt nicht von dem erwähnten, sondern von einem andern Versuch. Von dem angeführten, der stärkere Drehung zeigte, wurde leider keine Photographie angefertigt und das conservirte Präparat der anatomischen Untersuchung geopfert.

oberhalb und unterhalb der begrenzenden Knoten Bänder angelegt wurden, welche durch mehr oder minder unnachgiebige Längsspangen verbunden waren.[1])

VIII.

Beleuchtung einiger Resultate bisheriger Forschungen.

Wie H. de Vries richtig bemerkt, ist die Cultur einer erblichen Drehrasse unentbehrlich für bezügliche physiologische Experimente.[2]) Eine ganze Reihe von Punkten lässt sich sicherlich nur auf diesem Wege endgiltig aufklären. Andere, wie manche mechanische Fragen dagegen lassen sich zweifellos auch mit voller Sicherheit am fertigen Objecte studiren und zur Lösung bringen. Ich habe mich daher mangels lebenden Materiales[3]) bei vorliegender Untersuchung wesentlich auf die Beantwortung solcher Fragen beschränken müssen.

Ich habe nunmehr die Aufgabe, meine in dem Vorstehenden dargelegte mechanische Erklärung der Verhältnisse bei der Braunschen Zwangsdrehung mit den bisher in der Litteratur ausgesprochenen Auffassungen aus einander zu setzen. Ich kann mich hier um so kürzer fassen, als H. de Vries in seiner sehr verdienstvollen Arbeit „Monographie der Zwangsdrehungen“ die wichtigeren älteren Aeusserungen über den Stoff bespricht. Ich habe dem von ihm darüber Geäusserten kaum etwas beizufügen.

Paul Magnus' Erklärung der Zwangsdrehung sind bereits von H. de Vries (pag. 131 ff.) hinreichend analysirt und für Dipsacus widerlegt worden. Im Uebrigen fordert zwar jede Art, wenn nicht jeder einzelne Fall — es liegt das in der Natur des gewissermaassen „Gesetzlosen“ der teratologischen Bildungen — eine besondere Untersuchung, doch liegen ja die allgemeinen Gesichtspunkte klar zu Tage.

---

1) Ein zufälliges, interessantes Ergebniss ergab Bocconia bei Einschnürungsversuchen mit Gummibändern, die mittelst durch den Stengel gesteckter Nadeln befestigt worden waren. Der Wundreiz des Stiches verursacht hier gallenartige Parenchymwucherungen, welche förmliche Knoten im Internodium erzeugen. Dabei findet die Auftreibung mit solcher Kraft statt, dass starke Bandagen dadurch gedehnt werden. Wie ich feststellte, ist ausschliesslich der traumatische Reiz, vielleicht aber auch der Reiz der aus den verwundeten Milchschläuchen ausfliessenden Milch die Ursache. Letzteres war bisher nicht festzustellen. Näheres darüber werde ich anderer Stelle mittheilen.

2) l. c. p. 52.

3) Es war mir hier aus den verschiedensten Gründen nicht möglich, mich auf die Cultur zwangsdrehender Formen einzulassen.

Die Abgrenzung kann nur eine mehr oder weniger künstliche sein. Aus der Darstellung des hier zu Grunde liegenden Beispiels geht ohne irgend welchen Zweifel hervor, dass auch bei zerstreutblätterigen Pflanzen echte Zwangsdrehung nach dem Braun'schen Schema auftreten kann. Ich schliesse mich übrigens im Allgemeinen den von de Vries vorgebrachten eingehenden Erörterungen über einfache Torsionen an, obwohl ich es für nicht unmöglich halte, dass bei manchen der genannten Beispiele im Grunde die gleiche, wenn auch äusserlich weniger deutlich oder gar nicht hervortretende Ursache besteht. Praktisch wäre es vielleicht, unter der Bezeichnung der Braun'schen Zwangsdrehung ganz allgemein alle Fälle zusammenzufassen, bei denen die Drehung mit einer abnormen Verwachsung der Blattinsertionen zusammenhängt, ob diese äusserlich sichtbar ist oder ob nur subcutane Gewebeverbindungen vorhanden sind.

Anders liegt die Sache mit denjenigen Anschauungen von de Vries, welche sich an die Alexander Braun's eng anschliessen. A. Braun sagt: „Zu den abnormen Drehungen, welche dem kurzen Weg der Blattstellung folgen, gehört die Zwangsdrehung, welche bei vielen Pflanzen eintritt, wenn die normal paarige oder quirlständige Anordnung der Blätter in eine spiralige übergeht. Wenn nämlich in solchen Uebergangsfällen die in spiraliger Ordnung sich folgenden Blätter an der Basis inseitig der Spirale folgend zusammenhängen, so muss der Stengel in seiner allseitigen Streckung behindert durch ungleiche Dehnung eine spiralige Drehung annehmen, die so weit gehen kann, dass die Blätter mit senkrecht gestellter Basis eine einzige Reihe bilden. Der im Längenwuchs behinderte Stengel dehnt sich dabei oft stark in die Dicke und erscheint dann monströs aufgeblasen. Viele derartige Fälle sind von den Autoren beschrieben worden, jedoch ohne Einsicht in den Grund dieser Missbildung.“ [1])

Dazu bemerkt H. de Vries, dass er „den Erklärungsversuch Braun's nicht als eine vollendete mechanische Theorie der eigentlichen Zwangsdrehungen betrachte, und dass er sich klar bewusst sei, dass auch seine eigenen Experimente eine solche aufzustellen nicht erlauben“. Indessen nimmt er die Braun'sche Erklärung an und findet sie bestätigt durch die bekannten Thatsachen, welche er dann in sieben Gruppen aufzählt.

Es ist nun zweifellos dieser Anschauung insofern ohne Weiteres zuzustimmen, als sie die spiralige Verbindung der Blattinsertionen,

---

1) Ber. d. Berl. Ak. 1854 p. 432, citirt nach H. de Vries, Mon.

resp. den dadurch bedingten spiraligen Bau des drehenden Stammorgans für die auffallende Erscheinung verantwortlich macht. Es hängt daran ganz ohne jeden Zweifel der Vorgang der „echten“ Braun-schen Zwangsdrehung. Man kann, wie ich in den geschilderten Versuchen gezeigt habe, sich streckende Stengel leicht zur Drehung bringen durch künstliche Erzeugung einer unnachgiebigen oder weniger nachgiebigen Spiralzone auf ihrer Oberfläche. Dass diese spiralige Zone keine bedeutenden Zerrungen auszuhalten, also nicht sehr widerstandsfähig zu sein braucht, geht aus dem Erfolg bei sogar sehr schwacher Verbindung des herumgelegten Fadens mit der Stengeloberfläche hervor. Auch eine einfache Collodiumspirale hatte schon eine gewisse Wirkung.

H. de Vries spricht zwar nirgends deutlich aus, wie er sich den Vorgang der Drehung mit den dabei auftretenden Spannungen eigentlich denkt, man kann aber aus verschiedenen seiner Ausführungen einigermassen darauf schliessen. Er führt unter den Thatsachen, welche für die Braun'sche Erklärung sprechen, den Erfolg seiner Durchschneidungen der Blätterspirale sich drehender Dipsacusstengel an, welche, in hinreichender Länge und Tiefe der Einschnitte im Beginn der Drehung vorgenommen, bewirkten, dass die Stengel sich nicht drehten, sondern, soweit die Einschnitte reichten, sich gerade streckten. Er sagt dann weiter [1]): „Die Pflanzen machen gar oft dasselbe Experiment. Sie durchreissen die Spirale, und das betreffende Internodium wächst oft zu bedeutender Länge ohne Torsion aus. Es trägt dann auf einer Seite eine Wundlinie, welche die Spirale der oberen und unteren Theile verbindet.“ Eine auffallende und nicht seltene Form der Erscheinung erwähnt er dabei, in der die Spirale mitten in dem Fusse eines Blattes aufgerissen wird und dieses dann wie mit zwei weit abstehenden Beinen den beiden Enden des gestreckten Internodiums aufsitzt. Dann constatirt er im Allgemeinen richtig, dass Arten mit normal kurzen Internodien nur in geringem Grade verdickte Zwangsdrehungen bilden, während Arten mit sehr langen Gliedern monströs aufgeblasen werden. Saftige Stengel scheinen nach ihm in der Ausdehnung ihrer Internodien weniger behindert zu werden als fester gebaute. Auch das Fehlen einer Anschwellung bei Deutzia und Weigelia sei wohl zum Theil dem Holzreichthum ihrer Stengel zuzuschreiben, doch scheine auch die Dehnbarkeit der Blattbasen ins Gewicht zu fallen, indem gedrehte Zweige von Weigelia

1) Monogr. p. 126.

amabilis und Blüthenstände von Lupinus luteus auffallend verbreiterte Blattinsertionen besitzen.

Nach all diesem scheint also der Autor bei Entstehung der Zwangsdrehung ausschliesslich an Zugspannung und Krümmung der Faser durch den Zug der Blattinsertionen, bei den Auftreibungen nur an Dehnung des Gewebes zu denken.

Indessen entspricht das nach seinem eigenen Material der Sachlage zum Theil offenbar nicht. Prüft man die näheren Angaben über die verschiedenen Vorkommnisse mit Hilfe der Abbildungen genauer[1]) so ergibt sich folgendes: Die Risslinien und „zweibeinigen" Blätter finden sich alle oder fast alle an den sog. Uebergangsblättern, d. h. an den unteren und oberen Enden der gedrehten Stengelstücke, genau an denselben Stellen, wo auch bei dem gedrehten Bambushalme sich Risse finden. Innerhalb der stärkeren Drehungen, welche sich über mehrere Blattinsertionen erstreckten, finden sich dagegen in der Regel solche Bildungen nicht. Dagegen treten uns hier nunmehr die charakteristischen Auftreibungen resp. Aufbauchungen entgegen, innerhalb welcher sich doch genau ebensolche (tangential) schwache Punkte der Blattbasen[2]) finden, wie in den Uebergangsblättern. Im Gegentheil sehen (nach den Abbildungen) diese Auftreibungen mit ihren vortretenden Rippen, die einander häufig sehr genähert erscheinen, wie tangential (normal zur Faserrichtung) zusammengeschoben oder gepresst aus, so dass man auf den ersten Blick unwillkürlich auf eine starke Pressung (in der Richtung der Insertionen) schliessen möchte. Irgend einen Anhaltspunkt für Zugwirkungen in der Richtung der Blattspirale findet man aber nicht. Gleichzeitig kreuzen sich die Fasern mit der Spirale, wenn auch nicht unter rechtem Winkel, soweit man aus den (nach Photographie hergestellten) Abbildungen schliessen kann, aber doch wenigstens unter einem nur wenig spitzen oder nahezu rechten Winkel, wogegen an vielen Punkten, wo deutliche Anzeigen von Verlängerungen der Blattspirale zu sehen sind, die Kreuzung sehr spitzwinkelig erfolgt und Auftreibungen fehlen. Für Weigelia amabilis und den Blüthenstand von Lupinus luteus geht aus der Abbildung sehr schön die spitzwinkelige Kreuzung von Faser und Spirale hervor.

---

1) Z. B. Monogr. p. 50 ff., Tafel VI Figur 1 und 7; Tafel VII Figur 4 etc.

2) An den Basen der Dipsacusblätter fehlen beiderseits der Mittelnerven quere Verbindungen des sonst geschlossenen Bündelringes. Vielleicht ist das Gewebe auch sonst hier weniger widerstandsfähig.

Also gerade dort, wo sehr spitzwinkelige Kreuzung von Faser und Insertion sich findet, vergesellschaftet sie sich mit auffallend verbreiterten Blattinsertionen und gleichzeitig fehlt die Aufbauchung. Anderseits treffen rechtwinkelige Kreuzung, normale Insertionsbreiten, Zusammenrücken der Längsrippen und Aufbauchung zusammen.

Es ist ja vielleicht gewagt, ohne das Material selbst in Händen zu haben, nach blosser Abbildung und Beschreibung solcher Bildungen zu urtheilen, indessen habe ich kaum einen Zweifel, dass hier der in der „mechanischen Betrachtung“ [1]) erörterte Fall vorliegt und dass in der Richtung der Blattinsertionen wirkende Druckspannung, zum mindesten Gleichgewicht der longitudinalen und tangentialen Drücke, resp. Widerstände herrscht. Es scheinen hier keine Dehnungen, sondern nur geometrische Erweiterungen des Stengels vorzuliegen. Im Falle der nicht aufgetriebenen Weigelia-Zweige und Lupinus-Blüthenstände mit ihren spitzen Kreuzungswinkeln liegen dagegen, wie H. de Vries zweifellos richtig urtheilt, Dehnungen vor. Natürlich muss, wie schon betont, jeder Fall auf die Gründe seines speciellen Verhaltens untersucht werden.

Was die Einschneideversuche H. de Vries' anlangt, so werden die Drehungen und die Spannungen natürlich auch eintreten, wenn einige wenige Elemente des Systems aus dem Verbande gelöst werden. Bei den Dipsacus-Auftreibungen, wo offenbar Druck in der Richtung der Insertionsspirale herrschte, wird ein diese durchsetzender kürzerer Einschnitt in der Richtung der Faser gar keinen Einfluss haben. Es muss eine mehrfache starke Lockerung des Systemverbandes eintreten (die nach ab- wie aufwärts stark verlängerten tiefen Einschnitte H. de Vries'), wenn Drehung nicht eintreten soll. Eine andere Frage aber ist, ob der thatsächliche Drehungsvorgang nicht auch schon allein durch die spiralige Verbindung der Blätter erzeugt werden könnte? Dies ist thatsächlich der Fall, wie meine praktischen Versuche, welche ich mit künstlicher Zwangsdrehung angestellt habe, beweisen. Sobald die spiralige Verbindung der oberflächlichen Gewebeelemente z. B. durch einen Faden hergestellt ist, dreht sich ein wachsender Stengel in ähnlicher Weise wie bei der natürlichen Zwangsdrehung.

Was übrigens die bekannten Aufbauchungen zwangsgedrehter Stämme anlangt, so sind die meisten, welche ich bisher sah, sowohl an den natürlichen Objecten selbst, wie in Abbildungen so wenig regelmässig, dass verhältnissmässig wenig damit anzufangen ist. Eine Ausnahme bildet die Abbildung eines gedrehten Stengels von Equi-

1) p. 307 ff.

setum Telmateja von Reinsch, welche auch H. de Vries erwähnt.[1]) Hier scheint eine sehr regelmässige Bildung vorzuliegen, welche darauf schliessen lässt, dass drehende, dickstengelige Equisetum-Arten für das Studium der bezüglichen Erscheinungen an der lebenden Pflanze ebenso wie Bambusa ganz besonders geeignet wären. Auch das mehrfach bereits erwähnte Exemplar von Mentha sylvestris, welches ich lebend beobachtete, zeigte relativ regelmässige Verhältnisse und an seiner aufgebauchten unteren Stengelpartie deutliche Anzeigen von Druck in der Richtung der steil aufgerichteten Insertionsspirale. Zwei Einschnitte, welche nach Art der de Vries'schen mit Vorsicht gemacht wurden, da das Exemplar zur Samenbildung gebracht werden sollte, verhinderten die Drehung nicht und klafften auch nicht.

H. de Vries kommt auf Grund seiner Versuche an drehenden Dipsacus-Stengeln zu folgendem Resultat: „Als Schlussergebniss zeigt sich, dass die mechanische Ursache der Torsion nicht allein die spiralige Verwachsung der Blattbasen mit ihren Gürtelverbindungen und dem Diaphragma in der Höhlung des Stammes betrachtet werden muss, sondern die spiralige Anordnung der Blattbasen nebst den von ihren Blattspuren durchlaufenen Abtheilungen des Stengels (für jedes Blatt bis zum nächst unteren Umgang der Spirale gerechnet). Erst wenn oder soweit diese Abtheilungen von einander losgelöst werden, bleibt die Drehung aus. Offenbar ist diese Auffassung des Mechanismus mit dem Satze Braun's keineswegs im Widerspruch, sondern kann als eine Präcisirung dieses Satzes betrachtet werden."

Dieser Schlussfolgerung des Verfassers der Monographie kann ich also nach meinen früheren Ausführungen in ihrer allgemeinen Fassung nicht beistimmen, vielmehr wird nach meiner Ansicht bei Dipsacus das ganze drehende System, wenn einmal die Schiefstellung der Faser eingetreten ist, durch Druckspannung in der Richtung der Insertionsspirale und nicht durch die spiralige Insertion resp. durch eine besondere Gewebeverbindung in der Internodialzone in der Drehung erhalten. Dagegen spielt bei dem Beginne der Schiefstellung der Faser die Zugspannung der Insertion eine wichtige Rolle.

In sehr dankenswerther Weise hat H. de Vries die verschiedenen Formen der Zwangsdrehung aus einander zu halten versucht. Er hat damit zweifellos eine Ordnung in die Sache gebracht. Er hat die Zwangsdrehungen von Stämmen, welche nach Braun'scher Darstellung durch Verwachsung einiger oder vieler spiralig gestellter

---

1) Flora 1858 p. 75 und Tafel III Fig. 3.

Blätter entstehen, in „eigentliche“ und „uneigentliche“ eingetheilt. Zu den ersteren rechnet er die Zwangsdrehungen von Arten, deren Blätter in normalen Individuen decussirt oder wirtelig gestellt sind, zu den letzteren diejenigen der Arten mit zerstreuten Blättern. Obschon derartige Bezeichnungen an sich keine grosse Bedeutung haben, so widerstrebt es mir doch in einem Falle, wo mechanisch gar kein und morphologisch kaum ein wesentlicher Unterschied besteht, so scharf trennende Bezeichnungen zu gebrauchen. Es liessen sich die verschiedenen Formen der Zwangsdrehung wohl praktischer nach dem mechanischen Moment ordnen, beispielsweise nach der Lage der hemmenden Spirale im Verhältniss zur Stammwand, ob in der Nodalzone der Wand, ob in einem Diaphragma, oder ob vielleicht ganz peripher in den verwachsenen Blattbasen oder in ähnlicher Weise, vielleicht mit besonders zu bezeichnenden Uebergangstypen. Jedenfalls lässt sich die Bezeichnung „uneigentliche Zwangsdrehung“ für den in diesem Aufsatz behandelten Fall nicht aufrecht halten, damit aber wäre schon die Eintheilung durchbrochen.

A. Braun sagt zwar[1]): Zu den abnormen Drehungen, welche dem kurzen Weg der Blattstellung folgen, gehört die Zwangsdrehung, welche bei vielen Pflanzen eintritt, wenn die normal paarige oder quirlständige Anordnung der Blätter in eine spiralige übergeht. Wenn nämlich in solchen Uebergangsfällen die in spiraliger Ordnung sich folgenden Blätter an der Basis einseitig der Spirale folgend zusammenhängen u. s. w.“ H. de Vries sagt in seiner Besprechung der Braun'schen Theorie, diese Auffassung sich aneignend[2]): „Zwangsdrehung kommt nur bei Arten mit quirlständigen und decussirten Blättern vor“. „Die uneigentliche Braun'sche Zwangsdrehung von Crepis und Fagopyrum scheint äusserst selten zu sein und erfordert ganz bestimmte teratologische Abweichungen (Spaltung oder Verwachsung von Blättern).“ Es ist dem entgegenzuhalten, dass „teratologische“ Abweichungen, d. h. Variationen in jedem Falle eintreten müssen, wenn eine spiralige Zone, welche Drehung bei der Streckung bedingt, entstehen soll. In diesem Sinne wäre die Verwachsung der Blätter bei Pycnophyllum, wenn sie hier auch häufig sozusagen normal auftritt, ebenfalls teratologisch. A. Braun hat keine ausgesprochenen Fälle von typischer Zwangsdrehung bei zerstreutblättrigen Pflanzen, wie bei Bambusa, gekannt, sonst hätte er, möchte ich glauben, die

1) Ber. Verh. d. Berl. Akad. 1854, citirt nach H. de Vries l. c. p. 122, da ich die Originalabhandlung z. Z. nicht mehr in Händen habe.

2) l. c. p. 123.

oben angegebene Begrenzung seiner echten Zwangsdrehung kaum aufgestellt. Ebensowenig war ihm ein Fall von Verwachsung nach dem „langen Weg“ der Blattspirale aufgestossen.

Ich muss übrigens hier ausdrücklich betonen, dass es mir fern liegt, mit diesen paar kritischen Bemerkungen die Verdienste des anerkannten Forschers um die vorliegende Frage irgendwie verkleinern zu wollen.

IX.

Aphoristische Erörterung einiger morphologischer und biologischer Verhältnisse.

Dass manche Fasciationen bis zu einem gewissen Grade samenbeständig sind, weiss man seit langer Zeit. Die purpurnen, gekrausten Blüthenkuchen von Celosia cristata in unseren Gärten sind ja allbekannt. Dass aber auch zwangsdrehende Bildungen sich so verhalten, hat erst H. de Vries nachgewiesen. Es ist kaum zu zweifeln, dass dies auch für zwangsdrehende Bambusen gilt.[1])

Man hätte die Vererbungsfähigkeit ja eigentlich voraussehen können, denn nicht selten vergesellschaften sich beiderlei Bildungen an dem nämlichen Individuum.[2]) Bei beiden sehen wir Störung der normalen Stellungsverhältnisse der seitlichen Organe, bei beiden Missverhältnisse in den gegenseitigen Grössen. Während bei den Zwangsdrehungen, d. h. bei den abnorm auftretenden spiraligen Blattstellungen mit spiraligen Gewebeverwachsungen, welche die Zwangsdrehungen

---

1) Abgesehen von den Erfolgen H. de Vries' in der Züchtung teratologischer Rassen, könnte für derartige Rassenbildung bei den Bambusen möglicherweise eine Notiz sprechen, welche ich in dem vor Kurzem erhaltenen Katalog der Spörry'schen Bambussammlung aus Japan von Herrn Prof. Dr. Schröter in Zürich finde: „34. Stück eines Kikkochiku („Schildkrötenbambus“). „Da die verschobenen Knoten und Internodien zusammen ein ähnliches Bild geben, wie die Felder auf der Schale der Schildkröte.“ „Soll in der Provinz Bingo häufig vorkommen.“ Der Autor war so liebenswürdig, dazu eine kleine Zeichnung zu machen, welche für gleichen Aufbau des Stückes spricht, wie ich ihn für das Stück des britischen Museums beschrieben habe (Ber. d. D. bot. Ges. 1896, Octhft.). Es wäre eine für tropische Gärten sehr dankbare Aufgabe, die möglicherweise viel häufiger, als man bis jetzt wusste, zu findenden teratologischen Bambus-Rassen zu züchten.

2) Meine drehende Mentha sylvestris zeigte an der Basis ihres ebenfalls gedrehten Rhizoms (das aus einem normalen hervorging) einen, wenn auch geringen Ansatz zu Fasciation. Der gedrehte Bambus zeigt an dem Uebergang vom Rhizom zum aufrechten Halm eine geringe, schief transversal gerichtete Abplattung, die vielleicht ebenso zu deuten ist.

bedingen, im Allgemeinen eine, wenn auch von der Regel abweichende bestimmte Ordnung herrscht, tritt bei der Fasciation vollkommene oder wenigstens annähernde Ordnungslosigkeit ein. Im Allgemeinen kann man sagen, dass im ersteren Fall die Blattanlagen verhältnissmässig zu klein ausgebildet wurden, als dass ihre sonst die Regel bildende Anordnung auf der im Uebrigen normalen Stammoberfläche eingehalten werden konnte. Im letzteren Falle dagegen ist die Ausgestaltung des Stammes selbst eine abnorme. Letzterer nimmt unverhältnissmässige Dimensionen an und verliert gleichzeitig seine sonst im Allgemeinen regelmässige, walzliche Form. Anstatt seitlicher Auszweigungen entstehen flächenhafte Bildungen von oft riesenhaften Dimensionen. Die sonstige Regel der Coordination und Subordination am Leibe eines individuellen Organismus erscheint gestört oder ganz aufgehoben, das Wachsthum wird einfach regellos.

Manche dieser Bildungen könnten vielleicht in gewissem Sinne als Rückschläge betrachtet werden. Es ist das natürlich nicht zu beweisen, immerhin liegt die Annahme nicht so ferne. Dass es je Vorfahren unserer höheren Pflanzen gegeben habe, die typisch Zwangsdrehungen oder Fasciation zeigten, ist nicht anzunehmen. Dafür sind diese Bildungen viel zu wenig geeignet, die Konkurrenz mit den anderen „geordneteren“ Formen auszuhalten. Dass dagegen die Anlage zu regellosem Wachsthum in allen Vorfahren unserer heutigen höheren Pflanzen lag, wie sie jetzt noch in ihnen liegt, daran dürfte kaum zu zweifeln sein. Alle Ausbildungen, wie wir sie typisch auftreten sehen, sind für die Erhaltung des Individuums und der Art unter ihren Vorkommensverhältnissen nothwendig oder wenigstens nützlich. Im Gegensatz hiezu konnten sich solche schädliche Bildungen, in denen eine gewaltige Energievergeudung ohne einzusehenden Zweck vorliegt, in denen häufig die einfachsten Lebensfunktionen wichtiger Theile gehemmt werden, sogar die Blüthen- und Fruchtbildung geschädigt sein kann [1]) nicht erhalten. Dennoch kann

1) Von Belegen hiefür möchte ich nur auf das gehemmte Längenswachsthum des gedrehten Bambus hinweisen, welches einen solchen Halm hinter den normalen, die ihm den Lichtgenuss entziehen, zurückbleiben lässt; ferner auf die durchaus irrationelle Verdickung der Halmwand, die Häufung und unvortheilhafte Anordnung der Blätter, resp. Blattscheiden, welche den Hauptzweck derselben illusorisch macht etc. An der zwangsdrehenden Mentha sylvestris welkten die unteren Blätter (an dem aufgebauchten Stengeltheil, in welchem die Druckspannung in der Insertionsrichtung herrschte) sehr früh und vertrockneten, offenbar infolge der Quetschungen ihrer Basis. Die Blüthenbildung war dabei eine sehr dürftige.

man, meine ich, diese Individuen als Rückschläge betrachten in dem Sinne, dass ihnen, wie manchen niedrigen Lebensformen, keine bestimmte Gestaltungsregel innewohnt. Es wäre übrigens angezeigt, einmal die Kerntheilungserscheinungen dieser „gesetzlosen" Formen mit denen normaler Individuen zu vergleichen, ob sich nicht auch hier Abweichungen auffinden liessen.

Die Blattstellung an dem gedrehten Stammstück bietet manche sehr beachtenswerte Verhältnisse. Zunächst ergibt ein Blick auf Fig. 18 *a* und *b* die Anordnung in drei schrägen Zeilen. Im grossen Ganzen ist sie dabei ziemlich regelmässig und ändert sich von unten nach oben in der Weise, dass nach einander annähernd die Divergenzen $^{19}/_{29}$ $^{17}/_{26}$ $^{15}/_{23}$ $^{13}/_{20}$ . . . bis $^{7}/_{11}$ auftreten. Es war nun von Interesse zu verfolgen, ob die Schumann'schen Regeln[1]) für die Blattstellungen in gewundenen Zeilen auch in diesem abnormen Falle Geltung haben. Haben sie allgemeineren Werth und hängen sie wirklich mit dem Stellungsverhältniss irgendwie „mechanisch" zusammen, so mussten sie auch hier zutreffen. Thatsächlich ist dies nun der Fall. Die Blätter haben scheidige Basis, die Einerzeile verläuft (auf dem kurzen Wege) den gewundenen Zeilen gleichsinnig, und die kathodische Hälfte der assymmetrischen Blätter ist die breitere, ob man die Knospe oder den Mittelpunkt des Insertionsstückes mit vollkommen geradem Längsbündelverlauf als der genetischen Mitte entsprechend betrachtet. Gleichwohl stimmt der letzte Punkt doch nur scheinbar mit Schumann's Regel, denn die Reihenfolge der Entwickelung ging ja in unserem Falle, wie der Augenschein beweist, in gewissem Sinne auf dem langen Wege vor sich. Indessen lege ich diesem geringen Widerspruche keine Bedeutung bei, sondern erkenne an, dass die Regeln auch für die abnorm auftretende dreizeilig gewundene Blattstellung der Gramineen, auch bei sich deckenden Blatträndern, stimmen.

Es ist aber noch ein anderer Punkt hier zu erörtern, welcher mit Schumann's theoretischen Vorstellungen nicht wohl in Einklang zu bringen ist. So lange rein aufsteigende Deckung der Blattinsertionen vorhanden ist, fügen sich die Verhältnisse vollkommen ein, sobald aber die Deckung wechselt, wie das im bei Weitem grössten Theile des Halmes der Fall ist, wo immer je das 2. und 3. Blatt einer Triade sich umgekehrt decken, ändert sich das. Hier lässt sich die Vorstellung über den Grund des Auftretens der Blattprimordien an ihrer bestimmten Stelle nicht mehr halten. Ich verweise zur Veran-

---

1) Schumann, „Morphol. Studien". Heft 1, Leipzig 1892, p. 5, 58. ff.

schaulichung auf Fig. 14 Taf. II, welche eine typische Triade von Insertionen (Blatt 20, 21, 22 und 23, letzteres das erste Blatt der nächsten Triade) schematisch darstellt. Die genetische Mitte des Blattes 21, also sein Primord, muss sich entsprechend der Theorie an dem tiefsten freien Punkte der Scheiteloberfläche, in dem Winkel, welchen das anodische Ende von Blatt 20 bildet, erhoben haben. Nunmehr aber wird der Verlauf ein anderer und die Entwickelungsfolge kann offenbar nur folgende gewesen sein: Zunächst entwickelte sich die kathodische Hälfte von Blatt 21, der anodischen weit vorauseilend, dann erhob sich, ihr superponirt, das Primord von Blatt 22 zu einer Zeit, wo die anodische Hälfte von Blatt 21 noch nicht vorhanden war, wo somit die grösste Lücke nicht am Orte von Primord 22, sondern zwischen Primord 21 und dem kathodischen Ende von Blatt 21 sich befand. Nunmehr entstand die kathodische Hälfte von Blatt 22 und auf sie folgte die ihr superponirte anodische Hälfte von Blatt 21. Für Blatt 23 trifft wieder das Hofmeister-Schumann'sche Schema zu. Nur so und nicht anders möchte man sich den Entwickelungsgang vorstellen, wenn man nicht nachträgliche Interkalirung annehmen will, was sehr gesucht wäre und dem Entwickelungsgang bei den normalen Bambusen widerspricht. Interkalirung von Blättern widerspricht übrigens dem Princip des „Anschlusses" vollkommen. Dagegen hat offenbar, wie schon ausgeführt, bei der Entstehung der vorliegenden Ordnung die Zeit, resp. das Intervall zwischen der Anlage der kathodischen und anodischen Hälften eine Rolle gespielt.

Die Blatt- resp. Insertionsbreite und -Höhe eines oder mehrerer bestimmter Blätter wird bedingt von uns mechanisch unbekannten Elementen. Sie selbst beeinflusst wieder, zunächst rein und grob mechanisch nach dem Grundsatze der Undurchdringlichkeit der Körper selbstverständlicher Weise auch die Stellung benachbarter Glieder. Wo ein Glied sich bereits befindet, kann ein zweites nicht sein, und wenn der Platz ausgenützt werden muss, was in den jugendlichen Organen der Fall zu sein pflegt, so werden die Glieder dicht gedrängt zur Entstehung kommen. Ob irgend eine sonstige unbekannte (vielleicht vererbbare) Ursache das Entstehen eines neuen Gliedes an einer bestimmten Stelle, in einem bestimmten räumlichen Verhältniss zu bereits vorhergegangenen Gliedern beeinflusst, oder ob dies nicht der Fall ist, so dass nur die akropetale Entwickelungsfolge nach Maassgabe des Alters des betreffenden Scheiteltheiles ausser den bereits vorhandenen Gliedern maassgebend ist, so werden in dem erwähnten

Falle doch die Bilder ganz gleich sein, und aus diesen Bildern ist überhaupt kein bestimmter Schluss möglich. Es kann sein, dass bei engem Anschluss der Primordien die Insertionsgestalt und -Grösse allein die Folge bestimmt; es kann aber ebensogut sein, dass ein anderer Grund dafür vorhanden ist. Es könnte übrigens und wird wohl in einem Falle so, im anderen anders sein. Jedenfalls genügen die gegebenen charakteristischen Eigenthümlichkeiten, wie Hofmeister und Schumann sie als mechanisch bedingend für gewisse Anordnungen ansehen, nicht, wie aus dem Verhalten meines gedrehten Bambus hervorgeht. Die gleiche Anordnung der Primordien wurde ja hier beibehalten, trotz der Veränderung gewisser als maassgebend betrachteter Verhältnisse. Dass hier ein sogenannter teratologischer Fall vorliegt, nimmt demselben nicht seine Beweiskraft, denn mechanische Verhältnisse müssen bei Missbildungen ebenso gut zur Wirkung kommen als bei normaler Gestaltung. Immerhin ist es von Interesse, dass die Schumann'schen Regeln für die Blattstellungen in gewundenen Zeilen auch in diesem aussergewöhnlichen Falle mit gewissen Einschränkungen ihre Giltigkeit bewährt haben: Es ist ein Beweis dafür, dass sie einen gewissen allgemeineren Werth besitzen.

Von morphologischem Interesse sind die Beziehungen zwischen der Blattstellung in drei Zeilen zu den zweiknospigen Blättern an den oben und unten anschliessenden Theilen des gedrehten Halmes. Es liegt hier nahe, anzunehmen, dass letztere aus der Vereinigung der Primordien zweier benachbarter, schmälerer Blätter entstanden sind.

Von den beiden untersten Knoten fehlt leider zu viel, um mehr als Vermuthungen über Insertions- und Knospenverhältnisse zu äussern. Letztere gehen dahin, dass Blatt II zweiknospig und Blatt I einknospig waren, wie Fig. 18*b* Taf. III andeutet. In jedem Falle geht die Störung der zweizeiligen Anlage weit zurück und war wohl schon wie bei der erwähnten Mentha sylvestris in den untersten Internodien der einstigen Knospe vorhanden. Die auffallende Näherung der zwei Knospen der Insertion 55 ist wohl einfach mechanisch zu erklären. Der Halm ist an dieser Stelle etwas eingezogen, die Insertion durch die sich ansetzende Insertion 54 etwas abwärts gezogen. Die Halmwand resp. die Insertion 55 war hier offenbar in ihrem tangentialen Wachsthumsbestreben gehemmt.

Um zu erfahren, ob nicht die Knospen des gedrehten Halmes auch Abnormitäten zeigen, untersuchte ich eine Anzahl derselben, namentlich die Innovationsknospen, welche zwar ziemlich vertrocknet, aber in ihren älteren lederig ausgebildeten Schuppen fast alle noch vollständig

vorhanden waren. Dieselben verhielten sich indessen sämmtlich ganz normal.

Unter den Verzweigungsknospen dagegen fand sich eine (die Achselknospe von Blatt 42 der Spirale), welche abnorme Verhältnisse zeigte. Das genau median adossirte Vorblatt war minimal, eine ganz kurze aufrechte Schuppe von 2 mm Länge, und umfasste bei 7 mm breiter Insertion nur etwas über $^1/_6$ des Knospenumfanges. Dann folgte eine median vorn stehende Schuppe von normaler Bildung, welche die freien $^5/_6$ des Umfangs einnahm. Blatt 3 hatte ziemlich normale Stellung, scheinbar rechts hinten, und umfasste $^2/_3$ des Umfanges, Blatt 4 dagegen sass wieder median vorn und nahm nur $^1/_4$ desselben ein. Dann erst begann mit Blatt 5 (rechts) die normale Stellung, welche nunmehr andauerte. Das Auffallendste der Störung ist wesentlich die Reduction des Vorblattes und seine, fast möchte man sagen, Opposition zum 2. Blatt. Die Achselknospe von Blatt 2 steht an ihrer gewöhnlichen Stelle und Blatt 3 und 4 gehören wohl zusammen und sind eigentlich zwei Stücke des Blattes 3, welches dann seine normale Stellung inne hat und nur unterhalb seiner Achselknospe eine Unterbrechung in der Entwickelung erlitt. Die scheinbar deckblattlose Knospe ist eben nichts anderes als die Achselknospe von Blatt 3. Unter den Innovationsknospen an einem normalen jugendlichen Sympodialspross von Bambusa vulgaris fand sich eine, welche ebenfalls gestörte Blattstellung zeigte. Die 4 cm breite und 3,9 cm hohe Knospe erhob sich nicht über die allgemeine Oberfläche ihres Internodiums. Das Vorblatt war normal gestaltet und rückenständig und umgriff fast die ganze Knospe bis auf einen minimalen Rest in der vorderen Mediane. Darauf folgten sieben scheinbar ungeordnete Schuppen, auf welche erst die normal gestalteten, umfassenden und abwechselnd umgekehrt etwas übergreifenden Blattorgane folgten. Die sieben ungeordneten Schuppen liessen sich aber hypothetisch auf drei normale Blattanlagen zurückführen, von denen eben jedes in 2—3 besondere kleine Schuppen zerfallen wäre. Es scheint danach, dass die Verhältnisse in den Knospen von Bambusa zu Variationen disponiren, indessen lässt sich daraus nichts weiter entnehmen, denn auf die unregelmässigen Bildungen folgten im letzteren Falle normale und normal inserirte Blätter.

Einer kurzen Betrachtung bedürfen noch die Streckungsverhältnisse des gedrehten Halmes. Vor allem drängt sich die Frage auf, warum haben sich bestimmte Stücke gestreckt und andere nicht? Im normalen Bambushalm strecken sich nur die Felder zwischen den

einzelnen Blättern, dagegen diejenigen zwischen den übergreifenden Blattenden nicht, oder nur ausnahmsweise an beschränkten Stellen ganz wenig, wie sich an einzelnen starken Halmen des Frankfurter Palmengartens beobachten liess. In unserem abnormen Falle aber ist solche Streckung die Regel. Im untersten Halmstücke ist sie gering und nimmt nach oben zu. Oben rücken die Blattenden weit aus einander und dafür bleiben die Felder zwischen den deckenden Stücken der aufeinanderfolgenden Blätter ungestreckt. Auch hier kommen übrigens, wie beim normalen Bambus locale kleine Streckungen vor. Die Streckung hängt aller Wahrscheinlichkeit nach an der Art der Verwachsung der Blätter unter einander, resp. der Diaphragmabildung, welche damit untrennbar verknüpft ist. Diese tritt bei dem normalen Bambus relativ früh schon, vor dem Beginne der Streckung ein. Damit ist entschieden, welche Halmstücke sich strecken können und welche nicht. Die Verwachsung schliesst sich vollkommen deutlich an die Entwickelungsfolge der Insertionshälften an, wie sie bereits geschildert wurde. Damit hat diese letztere also auch bereits über die zukünftige Streckung der blattfreien Interstitien entschieden. Dass die Verwachsung nicht eine morphologisch festgelegte ist, beweist gerade die wechselnde Folge bei dem gedrehten Exemplar, wo normale und abnorme Insertionen sich finden und wo ohne Ausnahme die Verwachsung nach der Entwickelungsfolge verläuft.

Wenn man die merkwürdige Umkehr der Blattdeckung beim normalen Bambus,[1]) beziehungsweise bei den Gräsern überhaupt betrachtet, mit dem für mechanische Verstärkung so wichtigen breiten Uebergreifen der kathodischen und anodischen Insertionsenden[2]) und dabei an die Möglichkeit erleichterter Verwachsung der Enden verschiedener Blätter bei anderer als dieser Deckungsfolge denkt, so kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, dass sie möglicherweise für die Pflanze schädliche Verwachsungen der Blätter unter einander zu verhüten habe. Betrachtet man nämlich das normale Blattstellungsdiagramm der Gramineen, so ergibt sich folgendes: Die kathodischen, wie die anodischen Enden aufeinanderfolgender Blätter sind in den Partien, welche normal zu verwachsen pflegen, von einander getrennt durch der Blattmediane näher gelegene Insertionsstücke, welche normal nicht zu verwachsen pflegen. Vergleicht man damit das Schema

1) Vgl. Taf. II. Fig. 14*b*.

2) Die normale mittlere Insertionsbreite der Halmblätter von Bambusa vulgaris Wendl. und anderer Arten beträgt etwas über $^3/_2$ des jeweiligen Umfanges. Bei unserem gedrehten Exemplar $^{21}/_{20}$.

zweizeiliger Blattstellung mit fortlaufend homodromer Deckung und gleichweitem Uebergreifen der Insertionsenden, so fallen letztere sehr nahe zusammen, resp. decken sich noch ein wenig, so dass hier unter Umständen leicht Verwachsung eintreten könnte.

Dass die rasenbildenden Gramineen ihre Blattstellung um solcher Gründe willen nicht zu ändern brauchten, war vielleicht biologisch wichtig, denn die Zweizeiligkeit erlaubt ohne Schädigung eine viel geschlossenere Rasenbildung als andere Blattstellungen. Die dreizeiligen Cyperaceen und Juncaceen bilden in der Regel keine so ausgedehnten Rasen mit dicht, geradezu parallelgestellten beblätterten Halmen, wie die Gramineen, sondern mehr, wenn auch zum Theil grössere Einzelrasen mit weniger Halmen, welche überdies mehr auseinanderfahren. Die Zweizeiligkeit erleichtert auch, wie man sich leicht überzeugen kann, nicht selten die geotropische Function der Knoten.

Ich will damit selbstverständlich nur auf die Möglichkeit hinweisen, dass solch ein biologischer Zweck vorliegen könnte, eine weitere Begründung zu bringen, bin ich nicht in der Lage. Immerhin befriedigt der Gedanke mein Causalitätsbedürfniss einstweilen mehr, als irgend eine anschlussmechanische Erklärung. Auch den Schumann'schen Regeln dürften wohl irgendwelche sonstige biologische Gründe unterliegen, indessen möchte ich darüber keine Muthmassungen aussprechen.

X.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

A. Mechanisches.

1. Specielles.

Der gedrehte Bambushalm zeigt alle Erscheinungen, welche theoretisch bei dem Vorgang der sog. Braun'schen Zwangsdrehung auftreten müssen, in durchaus typischer Weise. Abgesehen von den, der mechanischen Analyse bis heute unzugänglichen morphologischen Bildungen, findet sich keine wesentliche Abweichung vom Normalen, deren Entstehung nicht durch die Annahme der Braun'schen Zwangsdrehung mechanisch verständlich wäre, oder dem sonstigen Untersuchungsresultat widerspräche. Ganz besonders gilt dies für die regelmässiger entwickelte untere Halmhälfte.

Die zunehmende Schiefstellung (Drehung) der Fasern steht nahezu in directem Verhältnisse zu der Breitezunahme des Internodialfeldes, also dem internodialen Längenwachsthum. Die Abweichungen erklären sich aus lokalen Verhältnissen resp. durch gewisse Druck- und

Zugspannungen. Die bis zur Halmmitte wachsende Aufbauchung, welche die untere Hälfte zu einem umgekehrten Kegelstumpf gestaltete, hat zwei Ursachen: die mit der regelmässigen Verbreiterung des Internodialfeldes bei nahezu gleichbleibendem Kreuzungswinkel zwischen Blattspirale und Wandfaser verbundene geometrische, und die durch Zugspannung der Wand in der Richtung der Blattspirale entstandene Dehnungs-Aufbauchung. Letztere war die Folge starker longitudinaler Druckspannung, welche aus der Hemmung des internodialen Längenwachsthums durch das mechanisch sehr widerstandsfähige Diaphragma resultirte. Die ohnehin schon convex nach Aussen gebogenen Fasern übten mit weiterer Auswärtsbiegung schief tangentialen Zug auf einander aus, welchem das Gewebe nachgab.

Die auffallend starke Aufbauchung der unteren Internodialfeldzone hängt mit ihrer zuletzt, bei höchst gesteigerter Druck- resp. Zugspannung erfolgten Entstehung aus dem basal interkalirten spiraligen Vegetations-„Punkt“ richtiger „Zone“ zusammen. Das Diaphragma stand während dieser Vorgänge unter longitudinaler resp. tangentialer und radialer Zugspannung.

Die vollständige radiale Durchreissung des Diaphragmas kam erst kurz vor Abschluss des internodialen Längenwachsthums zu Stande. Ohne das hätten bei der verhältnissmässigen Schwäche der Nodalzone der Halmwand bei weiterem Fortgang die Fasern trennende Einrisse entstehen müssen. Damit stimmt der Bruchcharakter der Gewebetrennungen in der äusseren Diaphragmazone, deren Gewebe bereits fertig ausgebildet war.

Die abgewickelt gedachte Internodialfeldoberfläche des unteren Halmtheils stellt im Allgemeinen ein nahezu geradrandiges, ebenes, „geodätisches“ Band einer Kegeloberfläche dar. Es entspricht diese Gestalt des Internodialfeldes, das aufgewickelt einen Kegelmantel ergibt, einem mittleren Ausgleich der longitudinalen und tangentialen Spannungen. Dieses Gleichgewicht der Spannungen und damit die Regelmässigkeit der Gestalt im unteren Halmtheil konnte nur erzielt werden bei grosser Gleichmässigkeit sowohl der Wand- resp. Knoten- und Diaphragmaausbildung, also der zu überwindenden Widerstände, als auch der Zunahme der Wachsthumsintensität in den aufeinanderfolgenden Abschnitten des Internodialfeldes. Letztere entspricht der Zunahme des Internodialwachsthums beim normalen hochwüchsigen Bambushalm.

Dass der starke und gleichmässige longitudinale Zugwiderstand

des Diaphragmas neben der Gleichmässigkeit der Wachsthumszunahme ganz besonders an der Erhaltung des Kreuzungswinkels zwischen Faser und Insertionsspirale und damit an der regelmässigen Aufbauchung betheiligt sein muss, geht daraus hervor, dass local Winkelveränderungen (Verkleinerungen) sich finden.

2. Allgemeines.

Der Vorgang der Zwangsdrehung, wie ihn der gedrehte Bambushalm darbietet, fällt unter das allgemeinere Problem des Wachsthums eines, aus spiralig angeordneten materiellen Punkten aufgebauten hohlcylindrischen resp. cylindrischen, eventuell kegel- oder hohlkegelförmigen Systems. Der Vorgang verläuft hier nur makroskopisch in ansehnlichen Gewebekörpern. Die allgemeinen mechanischen Vorgänge und ihre geometrischen Bedingungen, welche wir in den betreffenden Erörterungen auseinandergesetzt haben, müssen für alle Formen der Braun'schen Zwangsdrehung giltig sein, wenn man sich in der Zusammenfassung des hierher gehörigen an die (durch mich erweiterte) Braun-de Vries'sche Begrenzung hält. Die mechanischen und physiologischen Gründe speciellen Verhaltens der einzelnen Pflanzenformen sind freilich jedesmal besonders zu untersuchen.

Durch Herstellung einer weniger nachgiebigen oder unnachgiebigen Zone auf der Oberfläche sich längsstreckender Sprosse kann man künstliche Zwangsdrehung erzeugen. Geeignete hohlcylindrische Stengel bilden dabei unter besonders verstärktem longitudinalem Druck deutliche Aufbauchungen und correlative Wandverdickungen aus.

B. Physiologisches und Morphologisches.

Die Wachsthumsintensität der verschiedenen Abschnitte des Internodialfeldes des unteren Stückes des gedrehten Bambushalmes entspricht der Wachsthumsintensität entsprechender aufeinanderfolgender Internodien normaler hochwüchsiger Bambushalme, wenn man die Annahme macht, dass die nicht berechenbaren Widerstände im gedrehten Halm in arithmetischer Reihe von unten nach oben abnehmen. Die Internodialfeldbreite nimmt nämlich von unten nach oben gleichmässig in arithmetischem Verhältnisse zu, genau ebenso, wie die Internodienlänge der unteren Theile normaler hochwüchsiger Bambusen, nur um Vieles langsamer.

Die von de Vries ausgesprochene Vermuthung, dass die Grösse der Wachsthumsintensität des Internodialfeldes ihrer Grösse bei den normalen Internodien entspreche, hat sich also für einen bestimmten

Fall bestätigen lassen und dürfte weitere relative Giltigkeit besitzen.

Die Hemmung des Längenwachsthums hatte ziemlich ansehnliches correlatives Dickenwachsthum der Wand zur Folge, wie es auch von Pfeffer angegeben wird und wie ich selbst es experimentell an anderen Arten hervorrufen konnte.

Die Blattstellung bietet sehr interessante Verhältnisse, welche für Gramineen bisher nicht beobachtet waren:

Denkt man sich den Halm zurückgedreht, so dass die Fasern gerade verlaufen, so ordnen sich die Blätter in annähernd $^2/_3$-Stellung in drei etwas gewundenen Zeilen an, ebenso lassen die scheinbar ganz unregelmässig gestellten Knospen deutlich eine entsprechende Ordnung in drei Reihen erkennen. Nachdem die Blattinsertionen alle nahezu gleichlang sind und sich regelmässig decken, ist kein Zweifel, dass diese Stellung die ursprüngliche vor der Streckung resp. Drehung war und dass nur die letztere die scheinbare Ordnungslosigkeit hervorgebracht hat. Die Blätter und Knospen des zurückgedrehten Halmes schliessen sich an die der ungedrehten Halmstücke ordnungsmässig an.

Figurenerklärung.

Tafel VII.

Fig. 1 *a* und *b*. Der ganze Halm nach Photographie in fast $^1/_9$ nat. Gr. von der (morph.) Rückseite gesehen, d. h. die Hiebfläche des Rhizoms dem Beschauer zugekehrt. Zeigt den Beginn der Spirale mit Blatt 1 bei *S* (links oberhalb der Hiebfläche). *Ikn* bedeutet Innovationsknospe. Man sieht die median hintere Reihe. Von der Knospe des Knotens IV des Rhizoms ist nur noch die Grube sichtbar, in welcher sie sass. Dicht bei der Knospe von Blatt 5 der Spirale beginnt die Streckung. *kn* bedeutet Verzweigungsknospen. Nur wenige sind sichtbar. Die daneben gesetzten Höhenzahlen entsprechen den gleichen Zahlen der Reihe *A* der Tabelle I. Vgl. Text pag. 257.

Fig. 2. Linksseitige Halmbasis mit Rhizom in ca. $^1/_3$ nat. Gr. Das Bild entspricht der rechten Hälfte des Aufrisses Fig. 18 *b* auf Tafel III. Man sieht die links vordere Inovationsknospenreihe des I. und III. Knotens und des 1. und 4. Blattes der Spirale. Die Zahlen I—IV zeigen die vier Knoten (Blattinsertionslinien) des Rhizoms an, die auf der Photographie z. Th. nicht deutlich hervortreten. Das extraspirale Blatt (6 *a*) ist von einem Riss durchsetzt, darüber das Knie des durch Zug gekrümmten nächsten Insertionsumganges.

Zwischen den Insertionslinien sind überall die Reste der abgeschnittenen Adventivwurzeln sichtbar, welche höher hinauf nicht ausgebildet sind und nur eine Reihe kleiner Höckerchen dicht oberhalb der Insertionen darstellen.

Fig. 2 *a*. Skizze des oberen Endes des gedrehten Halmstückes (vordere Halmseite). Die zwei genäherten Achselknospen (*Kn*) von Blatt 55 sichtbar. Von links unten bei *i* nach rechts oben zieht sich die *S*-förmige Insertion von Bl. 54, welches oben mit 55 verwachsen ist. Sie ist durchsetzt von dem klaffenden Riss *r r r*. Die Rissenden der Insertion sind um 1 cm in der Faserrichtung auseinandergeschoben. Das angrenzende Insertionsstück *c d* ist auf 22 mm Länge auseinandergezerrt, während es normal nur 13 mm, wie der Zwischenraum *a b* zwischen den entsprechenden Fasern (etwas weiter unten) messen sollte.

Fig. 3. Blick in die Halmhöhlung der beiden Abschnitte, um das spiralige Diaphragma mit seinen radialen Einrissen zu zeigen. N. Photogr.

Fig. 4. Längs der Faser aufgeschnittener und flach gelegter Fliesspapiermantel des unteren Halmstückes. Die queren punktierten Linien sind die Umgänge der Blattspirale; damit kreuzen sich unter schiefem Winkel die Umfangslinien in je 10 cm Abstand (entspr. Tab. I Reihe *A*). Die 3 Schnittlinien, welche senkrecht zu den letzteren verlaufen, entsprechen der vorderen Mittellinie des Halmes. Die Ränder der unteren Schnittlinie klaffen ein wenig. (Die Umfangslinien von je 10 cm Abstand waren nur annähernd genau gezogen). N. Photogr.

Fig. 5. Seitenansicht eines kurz vor der Streckung stehenden normalen jungen Sprosses von Bambusa vulgaris, von dem die obersten dargestellten Internodien in Fig. 17 (Taf. III) in natürlicher Grösse widergegeben sind (ca. $^1/_3$ der nat. Gr.). Blätter und Scheiden sind entfernt. In seinem fertig ausgebildeten (verholzten) untern Theil trägt er 4 Inovationsknospen. Die Internodien sind dicht mit den kleinen Höckerchen der Adventivwurzelanlagen besetzt. N. Photogr.

Fig. 6. Oberes Stück des in Streckung begriffenen normalen Sprosses (von Bamb. vulg.) der Tab. III Nr. 2. Die Blätter und Scheiden der Internodien 10—17 sind entfernt. Das Stück *a b* ist der Scheidenrest von Blatt 18. Bei *b* beginnt die zusammengerollte kurze Spreite, von der das obere Stück fehlt (fast $^1/_4$ nat. Gr.).

Fig. 7. Künstlich gedrehter Spargelspross. Der mit Collodium angeklebte Faden oben abgelöst. Die Nadeln wurden erst nach dem Abschneiden behufs Photographirens eingesteckt, um die Grösse der Drehung zu zeigen. Sie bezeichnen eine vor der Streckung durch (wenig deutliche) Tuschpunkte markirte, ursprünglich gerade Längslinie. Gesammte Drehung $58^1/_2{}^0$. Nat. Gr. N. Photogr.

Tafel VIII.

Fig. 8. Schematische Figur zur Erläuterung der Ausführungen in Absch. I. sowie einiger nothwendiger Bezeichnungen. *a f k i* ist ein Cylindermantel (entspr. einem Abschnitte des gedrehten Halmes). Die rechtsläufige Spirale *a b c d* stellt eine Faser dar, die hiezu normale linksläufige Spirale *f b g h o i* die Blattinsertion. Das Stück *b g h c* gibt die Entfernung an, welche „je 2 sich entsprechende Punkte der nämlichen Faser (z. B. *b* und *c* oder *r* und *s*) in aufeinanderfolgenden Internodialfeldumgängen trennt“. Sie entspricht dem Umfang, welchen der Halm in ungedrehtem Zustande ausschliesslich durch zur Faserrichtung normal gerichtetes (tangentiales oder radiales) Wachsthum erreicht hätte, der wirkliche Umfang des Halmes (Cylinders), z. B. *f a* oder *q p*, ist davon zu unterscheiden. Der Cylindermantel wird durch die Umgänge jeder Spirale in ein Band zerlegt. *f g h i* ist ein Stück eines solchen Bandes, welches durch die Umgänge der Blattspirale gebildet wird. Es entspricht dem „Internodialband“ oder „Internodialfeld“ des Halmes. Das Stück der Mantellinie *m o* gibt die Internodialfeldbreite in der Längs-

richtung des Halmes, das Stück *b c* der Faserspirale die wirkliche Breite des Feldes normal zur Internodialfeldlänge an. Winkel α ist der Steigungswinkel der Blattspirale, Winkel β der Steigungswinkel der Faser. Winkel δ (resp. seinen Scheitelwinkel, welche beide offen sind gegen Halmbasis und Spitze) nenne ich den „Kreuzungswinkel“ von Faser und Insertion.

Fig. 9. In die Ebene abgewickelter, der Länge nach aufgeschnittener Cylindermantel mit den als parallele Linien erscheinenden Umgängen einer Spirale (Blattspirale). S. Text p. 293, Anmerk.

Fig. 10. Zum Beweis auf Seite 299.

Fig. 11. Ungespanntes Modell. Vgl. Text S. 311 ff. (ca. $^1/_8$ d. nat. Gr.)

Fig. 12. Gleiches Modell, gespannt. Das Bild entspricht nicht ganz der im Text (p. 312) gegebenen Schilderung, indem die Stäbe bei dieser photographischen Aufnahme nach oben etwas aus einander gerückt waren.

Fig. 13. Gleiches Modell, gespannt, mit Gummidiaphragma, um die Spannungen des letzteren zu zeigen (ca. $^1/_6$ d. nat. Gr.). Das Diaphragma ist mit zwei rechtwinkeligen Liniensystemen von je 1 cm Abstand, also mit qcm bedeckt, um die Verzerrungen bei der Spannung deutlich hervortreten zu lassen. Es reicht in ungespanntem Zustande nicht bis zur Mitte. Der innere Rand seiner Umgänge lässt einen cylindrischen Raum von 2 cm Durchmesser frei. Dies wurde mit Absicht so eingerichtet, um zu leichtes Einreissen zu verhüten. Die 5 weissen Radiallinien entsprechen den Befestigungspunkten an den 5 Stäben. Sie behalten beim Spannen ihre gerade Gestalt, aber ändern ihre Richtung, nur die oberste wird natürlich, wie die obersten Quadrate, ganz unregelmässig verzerrt. N. Photogr.

Fig. 14. Diagramme der Blattstellung. *a* einer Triade des gedrehten Halmes (Blätter 20—22 und Blatt 23) und *b* zweier Blätter des normalen Bambus. Die verwachsenen Insertionsenden sind durch Strichelung verbunden. Die Pfeile deuten die Steigungsrichtung der Blätter an. In *a* gleichzeitig die Verwachsungsrichtung (auf dem „langen Wege“).

Tafel XI.

Fig. 15. Ein Stück Halmwandoberfläche (zw. cm 110 u. 120) in nat. Gr., um das ungleiche Wachsthum der Wand (senkrecht zur Faser) in den verschiedenen Internodialfeldzonen zu zeigen. Die Zahlen geben die Breiten an in der Richtung der punktirten Linien. Inmitten geht die Insertion, gekennzeichnet durch die Scheidereste von Blatt 27 (b_1, nahe seiner Mitte) und von Blatt 28 (b_2, das kathodische Ende) durch. Die Linie *k* unterhalb der Insertionen bedeutet ein Stück der feinen Grenzkante der Internodialfeldumgänge. Die Internodialfeldbreiten wurden nach dieser Grenzkante gemessen. Das „Faserbreitenwachsthum“ ist local etwas ungleich, an dieser Stelle besonders stark gewesen.

Fig. 16. Der Faser nach geführter Radialschnitt durch die Nodalzone der Wand und durch die Diaphragmaplatte. Der innere freie Rand letzterer ist abgebrochen (nat. Gr.). Die Punkte und Linien entsprechen auf dem Querschnitt oder Längsschnitt getroffenen Fibrovasalsträngen.

Fig. 17. Obere Internodien des ungestreckten normalen Sprosses (Fig. 5) senkrecht zur medianen Längsschnittfläche gesehen, um die Entstehung des Diaphragmas und der Internodialhöhle zu zeigen (nat. Gr.). Der eigentliche Scheitel ist abgebrochen, infolge dessen ist der oberste Scheidenrand *rr* stehen geblieben. *d* Diaphragma, *w* Wand, beide Theile bereits ganz von Fibrovasalbündeln durch-

zogen, *p* Parenchym, *h* Internodialhöhlen. Letztere vergrössern sich unter allmählichem Schwinden des Parenchyms, so dass nur mehr die dünnen Platten und die Wand übrig bleiben.

Fig. 18. Aufriss der Blattstellung an dem gedrehten Halme nach constructiver Geradrichtung der Fasern. Die Halmoberfläche als Cylindermantel, längs aufgeschnitten und flach abgewickelt gedacht. *a* die oberste, *b* die unterste Partie der Halmoberfläche wiedergebend.

Fig. 19. Schematische Darstellung der Wachsthumsgrösse der aufeinanderfolgenden Internodien des normalen Halmes Nr. 3 der Tabelle III von B. vulgaris (in $^1/_{20}$ d. nat. Gr.). Die horizontalen Zahlen geben die Umfangsgrössen, die senkrechten die Längen der betreffenden Internodien an. Würde man die Mittelpunkte der oberen Seiten der Rechtecke durch Linien verbinden, so würden diese bis zum 7. Rechteck nahezu eine Gerade bilden. Die oberen Seiten der drei Rechtecke von 7—9 fallen ebenfalls nahezu in eine Gerade. Von da an wird das langsam abnehmende Wachsthum etwas unregelmässiger. Vgl. den Text p. 284.

Fig. 20. Schematische Darstellung der mechanischen Vorgänge beim Uebergang von ungestreckten zu sich streckenden Internodien. Vgl. den Text p. 307 ff.

Beiträge zur Kenntniss einiger Wasserpflanzen.

Von
W. Wächter.

III.
Ueber die Abhängigkeit der Heterophyllie einiger Nymphaeaarten von äusseren Einflüssen.

In Bd. 83, p. 367 ff.[1]) dieser Zeitschrift habe ich für einige heterophylle monocotyle Wasserpflanzen nachgewiesen, dass die Entwickelung der verschiedenen Blattformen durch äussere Einwirkungen bedingt sein kann. Es handelte sich dort im Wesentlichen darum, experimentell zu zeigen, dass die betreffenden Pflanzen veranlasst werden können, nach Ausbildung ihrer höchst organisirten Blätter wieder solche von der Gestalt der einfacher gebauten Primärblätter zu bilden.

Aehnlichen Verhältnissen in Bezug auf die Heterophyllie, wie wir sie bei vielen monocotylen Wasserpflanzen finden, begegnen wir in der Familie der Nymphaeaceen. — Dank dem mir von Herrn Prof. Dr. Goebel bereitwilligst zur Verfügung gestellten Material konnte ich in diesem Sommer meine Versuche an verschiedenen Nymphaeaarten fortsetzen.

Ueber die Keimungsgeschichte der Nymphaeaceen sei kurz folgendes in Erinnerung gebracht: „Die allerersten Blätter“ „sind bei allen Nymphaeaceen sehr einfach und erreichen erst allmählich ihre definitive Gliederung. Das erste Blatt der Keimpflanze von Nymphaea coerulea z. B. ist schmal und fadenförmig. Dann folgen andere mit Stiel und Spreite. Letztere ist aber zunächst noch lanzettlich und geht erst allmählich in die Herzform über, welche für die Nymphaeaceenblätter charakteristisch ist. Erst wenn die Pflanze eine Anzahl der Ulva ähnlichen Wasserblätter hervorgebracht hat, ist sie hinreichend erstarkt, um nun ein Schwimmblatt, dem zahlreiche andere folgen, an die Oberfläche senden zu können.“[2]) — Was hier von Nymphaea coerulea gesagt ist, gilt im Wesentlichen auch von N. rubra, stellata, thermalis, dentata und alba, Arten, welche ich für meine Versuche verwandte. — Nach Ausbildung der Schwimmblätter

---

1) Beiträge zur Kenntniss einiger Wasserpflanzen. I.

2) Goebel, Pflanzenbiolog. Schild. II, p. 303.

gehen die Wasserblätter zu Grunde, und zwar in der Regel schon nach ziemlich kurzer Zeit; aus diesem Grunde findet man bei unseren einheimischen Nymphaeaarten verhältnissmässig selten die untergetauchten Wasserblätter, im Gegensatz zu Nuphar luteum, deren hellgrüne, krause Wasserblätter bedeutend dauerhafter sind. — Wie bei Nuphar die in jedem Frühjahr austreibenden Rhizome anfangs dünnhäutige Wasserblätter bilden, so auch die Knollen der Nymphaea rubra und thermalis (für die Rhizome von Nymph. alba ist diese Erscheinung noch nicht mit Sicherheit festgestellt), „so dass hier also alljährlich die Erscheinung wiederkehrt, welche die Keimpflanzen aufweisen.“ [1])

Die untergetaucht bleibenden dünnhäutigen, blassgrünen oder röthlichen Wasserblätter der Nymphaeen unterscheiden sich von den derberen lederartigen Schwimmblättern, abgesehen von dem verschieden langen Blattstiel und der mannigfachen Formen, durch ihre anatomische Struktur. Das bei den Schwimmblättern kräftig ausgebildete, mit Chlorophyllkörnern vollgepfropfte Pallisadenparenchym ist bei den Wasserblättern auf eine unter der Epidermis liegende Zellschicht reducirt, deren Zellen die Grösse der übrigen parenchymatischen Zellen nicht überschreiten. Diesen, auf dem Querschnitt annähernd halbkreisförmig erscheinenden Zellen, fällt offenbar wegen ihres Chlorophyllreichthums die hauptsächlichste Assimilationsthätigkeit zu. Durch die regelmässige Anordnung dieser Assimilationszellen erhält man das Bild eines reducirten Pallisadenparenchyms; man braucht sich diese Zellen nur verlängert zu denken, um die Struktur des Schwimmblattes zu erhalten. Intercellularräume sind bei beiden Blättern, hauptsächlich an der Unterseite vorhanden; die für die Nymphaeaceen charakteristischen intercellularen Sternhaare sind in geringerer Anzahl in den Wasserblättern zu finden, als in den Schwimmblättern. — An der Epidermis der Unterseite finden sich bei den Wasserblättern zum Theil noch die kleinen Schleimhaare, von welchen man an fertigen Schwimmblättern nur noch die Ansatzstellen bemerkt.

Die Spaltöffnungen liegen bekanntlich bei den Schwimmblättern nur auf der Blattoberseite; über das Vorhandensein von Spaltöffnungen an den Wasserblättern scheinen die Meinungen getheilt zu sein; man stösst in der Litteratur bezüglich dieses Punktes auf die verschieden-

---

1) Goebel, Pflanzenbiol. Schild. II, p. 304.

sten Angaben. Nach Angaben Brand's[1]) hat Arcangeli Spaltöffnungen an Wasserblättern von Nymphaea alba gefunden. Brand bemerkt dazu: „Seine Beschreibung passt aber nur auf andere, im Frühjahre und Herbste an älteren Pflanzen öfters bemerkliche Blattgebilde", welche er „für junge, in der Entwickelung gestörte Schwimmblätter" hält und bestreitet das Vorhandensein von Spaltöffnungen an echten Wasserblättern. Goebel[2]) erwähnt, dass er bei Keimpflanzen von Nymphaea coerulea Spaltöffnungen auf den ersten untergetaucht bleibenden Primärblättern gefunden hat. — Ich habe an allen von mir untersuchten Wasserblättern, auch an denen der Keimpflanze von Nymphaea alba an deren Blattoberseite Spaltöffnungen angetroffen, wenn auch in geringerer Zahl, als bei den Schwimmblättern.

Es sei bezüglich der Spaltöffnungen übrigens bemerkt, dass ich dieselben anfangs an den Wasserblättern nicht bemerken konnte, selbst nach Anwendung von Kalilauge oder Eau de Javelle. Erst durch Verwendung einer concentrirten Chloralhydratlösung, die sich zum Aufhellen der Objecte vorzüglich eignet, konnte ich die Spaltöffnungen mit Sicherheit erkennen.

Bei meinen Versuchen kam es mir darauf an, zu ermitteln, ob die Entwickelung der Wasserblätter oder der Schwimmblätter ebenso von äusseren Bedingungen abhängig gemacht werden kann, wie ich es an monocotylen Wasserpflanzen gezeigt habe. — Ich beschränkte mich bei meinen Experimenten auf unter Wasser cultivirte Pflanzen, indem ich theils durch Abschneiden der Wurzeln, theils durch Wegschneiden der Blätter zu Resultaten zu gelangen suchte. Landculturen von Nymphaeen erwiesen sich als unbrauchbar, da dieselben schon nach ganz kurzer Zeit zu Grunde gingen. — Pflanzen, denen die Wurzeln abgeschnitten wurden, cultivirte ich im Sand unter gewöhnlichem Brunnenwasser; die Entblätterung wurde nur an normal in Erde wachsenden Pflanzen vorgenommen, um eine Nahrungsverminderung durch die Wurzeln auszuschliessen.

Am geeignetsten für die Versuche erwiesen sich Sämlinge von Nymphaea stellata Willd. und N. dentata Schum. u. Thonn, die soweit entwickelt waren, dass bereits 4—6 Schwimmblätter ausgebildet und die Wasserblätter ganz oder grossentheils zu Grunde gegangen waren.

---

1) Brand, Ueber die drei Blattarten unserer Nymphaeaceen. Bot. Centralblatt 1894, p. 171.

2) Goebel, Pflanzenbiol. Schild. II, p. 242.

So zeigten zwei Exemplare von N. stellata, die am 20. Juli ihrer vier resp. fünf vorhandenen Schwimmblätter beraubt wurden, bereits am 10. August drei resp. zwei kurzgestielte, dünnhäutige Wasserblätter; das erstere mit vier Schwimmblättern brachte zwar als erstes sich entwickelndes Blatt ein Schwimmblätt zum Vorschein, was daher rührt, dass dasselbe bereits in der Knospenlage vorhanden war, als die übrigen Schwimmblätter abgeschnitten wurden. — Wenn sich bei der anderen Pflanze unvermittelt ein Wasserblatt bildete, so liegt das eben daran, dass das Primordium noch nicht den Antrieb zum Schwimmblatt erhalten hatte zur Zeit, als die Entblätterung erfolgte. — Am 20. August waren ausser je einem neuen Wasserblatt schon wieder zwei Schwimmblätter ausgebildet, ein Beweis dafür, dass die Assimilationsthätigkeit der vorhandenen Wasserblätter genügte, um die für die Entwickelung eines Schwimmblattes nöthigen Stoffe produciren zu können.

An vier am 13. August entblätterten Pflanzen waren schon am 20. August neue Wasserblätter entstanden, und zwar von verschiedener Grösse. Die kleineren der Wasserblätter zeichneten sich dadurch aus, dass ihre beiden Lappen an der Blattbasis kleiner waren und in grösserem Winkel von dem Blattstiel abstanden, als diejenigen der grösseren, den Schwimmblättern ähnlicheren Blätter; sie zeigten mithin schon eine Annäherung an die pfeilförmigen oder lanzettlichen Formen der Jugendblätter.

Nicht minder empfindlich erwiesen sich eine ganze Reihe von Keimpflanzen der N. dentata; auch hier traten schon etwa sieben Tage nach dem Entblättern Wasserblätter auf.

Pflanzen, denen die Wurzeln abgeschnitten wurden, ergaben dieselben Resultate, wenn auch in manchen Fällen erst nach Entwickelung einiger kleineren, im Uebrigen aber normalen Schwimmblätter. Von fünf am 13. August entwurzelten jungen Pflanzen der N. stellata hatte am 20. August nur eine bereits zwei Wasserblätter gebildet, während die anderen vier bis zu diesem Tage nur ein oder zwei Schwimmblätter von etwa 1 cm Durchmesser entwickelt hatten.

Günstiger gestaltete sich die Operation bei vier am 12. August entwurzelten N. dentata, von denen am 20. August zwei und am 26. August auch die beiden anderen Exemplare je ein oder zwei Wasserblätter entfaltet hatten, ohne vorher kleinere Schwimmblätter ausgebildet zu haben.

Ausser diesen aus Samen gezogenen Pflanzen benutzte ich Ausläufer der knollenbildenden N. rubra und thermalis für meine Versuche.

Die vorjährigen Knollen dieser Arten treiben neue Knospen, „deren erstes Internodium lang und dünn ist, während die ersten Blätter in ihrer Gestalt denjenigen der keimenden Pflanze gleichgestellt sind“ [1]). — Einige am 20. Juni entwurzelte, nur mehr Schwimmblätter tragende Pflanzen beider Arten hatten bereits am 6. Juli je ein oder zwei Wasserblätter. Das nächste Wasserblatt trat in der Regel nach etwa acht Tagen auf u. s. w.

Bei den entwurzelten Pflanzen hat man natürlich darauf zu achten, dass die sich neu bildenden Wurzeln von Zeit zu Zeit wieder entfernt werden. Geschieht das nicht, so ist trotz der geringen Mengen von Nährsalzen, die vielleicht in dem vorher nicht besonders gereinigten Sand und in dem Brunnenwasser enthalten sind, die Möglichkeit gegeben, dass sich statt der Wasserblätter kleine Schwimmblätter entwickeln.

Wie ich oben erwähnte, ist nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen, ob die Rhizome der Nymphaea alba in jedem Frühjahr wieder Wasserblätter entfalten oder nicht und nach Brand (l. c.) spielen die Wasserblätter dieser Art „nur in der ersten Jugend eine wichtige Rolle“. Indess fand ich in der Umgegend Münchens an einigen älteren Rhizomen nur Wasserblätter, die sowohl dem Aussehen als auch ihrem anatomischen Bau nach mit den Jugendblättern übereinstimmten. — Diese Rhizome cultivirte ich einige Wochen hindurch nur in Wasser, ohne sie in Erde zu versenken; die sich neu bildenden Blätter an der Hauptachse, wie an den neu entstandenen Seitentrieben waren dünn und durchsichtig wie die Primärblätter der Keimpflanzen, ein Umstand, welcher, verglichen mit dem Verhalten der übrigen Versuchspflanzen anderer Arten, nicht verwundern kann, wenn man erwägt, dass die Neubildung der Blätter fast ganz auf Kosten der im Rhizom enthaltenen Reservestoffe erfolgte.

Nach Brand (l. c.) scheint es in der Natur allerdings die Regel zu sein, dass sich Nymphaea alba in ungünstigen Lebensverhältnissen „durch Production kleiner Triebe und kleinerer Schwimmblätter hilft“; es stimmt diese Thatsache zum Theil mit dem oben angeführten Verhalten der Nymphaea stellata überein, die auch erst kleinere Scwimmblätter bildete, bevor Wasserblätter auftraten — dass jedoch N. alba wieder Rückschlagsformen zu bilden im Stande ist, zeigt das angeführte Beispiel. — Was speciell die Ausbildung der kleineren Schwimm-

---

1) Raciborski, Die Morphologie der Cabombeen und Nymphaceen. Flora 1894, p. 22. cf. auch Abbild. das.

blätter anbelangt, so fand ich dieselben vorwiegend an Pflanzen entstehen, denen die Wurzeln abgeschnitten wurden, niemals an entblätterten Pflanzen; es scheinen demnach die Assimilationsproducte für die Ausbildung der verschiedenen Blattformen wesentlichere zu sein als die durch die Wurzel aufgenommenen Nährstoffe.

Uebergangsformen zwischen Wasserblättern und Schwimmblättern, wie sie Brand (l. c.) für Nuphar angibt,[1]) habe ich an keiner Nymphaea bemerken können; hingegen fand ich gelegentlich Wasserblätter mit verhältnissmässig langem Blattstiel, welche jedoch von den kurzgestielten Wasserblättern anatomisch nicht verschieden waren.

Durch meine Versuche glaube ich gezeigt zu haben, dass das Verhältniss der Wasserblätter der Nymphaeen zu ihren Schwimmblättern das gleiche ist wie dasjenige der schmalblättrigen Primärblätter zu den Spreitenblättern der von mir untersuchten monocotylen Wasserpflanzen. Für die Wasserblätter und Schwimmblätter der Nymphaeaarten gilt dasselbe, was Goebel über die Nupharblätter sagt: „Beiderlei Blätter gehen zweifellos aus morphologisch gleichen Blattanlagen hervor.“[2]) Ob sich ein Primordium zu einem Wasserblatt oder zu einem Schwimmblatt entwickelt, hängt lediglich von äusseren Umständen ab, in den von mir untersuchten Fällen von Ernährungsfactoren; es sind somit die Wasserblätter als Hemmungsbildungen der Schwimmblätter aufzufassen.

---

1) Ich hatte Gelegenheit, an Herbarmaterial des Herrn Dr. Brand verschiedene interessante Formen kennen zu lernen, wo ein Theil der Blätter lederartig wie ein Schwimmblatt ausgebildet war, ein anderer, meist der obere Rand des Blattes, dünn und durchsichtig wie ein Wasserblatt.

2) Goebel, Pflanzenbiol. Schild. II, p. 239.

Jenmania Goebelii, eine neue Flechtengattung.

Von
W. Wächter.

Ueber diese in mancher Hinsicht interessante, aus British Guiana stammende Pflanze bemerkt Goebel[1]): „Viel weiter von der See entfernt traf ich eine Flechte, die halb als Wasser-, halb als Luftpflanze lebt. Es ist dies eine Form von dunkelolivgrüner Farbe, die an den Steinen des Marshall-Fall des Mazaruni angetroffen wurde, vielleicht auch noch weiter verbreitet ist. Zur Ebbezeit sind zahlreiche Exemplare entblösst, andere findet man in den kleinen, in den Aushöhlungen der Steine befindlichen Tümpeln auch zur Ebbezeit noch im Wasser. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Form die Zwischenräume zwischen Ebbe und Fluth als Luftpflanze übersteht.“ — Da der Aufenthalt im Wasser für eine Flechte schon eine auffällige Erscheinung ist, darf es nicht überraschen, dass auch der ganze Habitus (Fig. 1) dieser Pflanze ein durchaus algenähnlich er ist. Erst die anatomischen Verhältnisse lassen erkennen, dass wir es mit einer Flechte zu thun haben, und zwar mit einer Form, die in keine der bisher bekannten Flechtengattungen eingereiht werden kann.

Der etwa 5—6 cm lange, im Wesentlichen dichotomisch verzweigte Thallus sitzt mit kleinen schmalen Läppchen dem Substrat auf, während die übrigen Theile frei im Wasser fluthen. Die grössten Lappen erreichen eine Breite von 0,5 cm, während die Dicke des Thallus durchweg 0,25—0,3 mm beträgt. Die ganze Oberfläche des Lagers ist dicht besetzt mit in den Thallus eingesenkten Perithecien, die, von der Oberfläche gesehen, bei schwacher Vergrösserung als kleine lichte Punkte erscheinen. — Die annähernd kugelförmigen Fruchtkörper sind etwa 0,12 mm lang und 0,1 mm breit und enthalten die zwischen dünnen, gleichmässigen Paraphysen eingelagerten, mit je acht Sporen versehenen Asci. Die grössten derselben messen 0,075 mm in der Länge und 10—15 μ in der Breite (an den breitesten Stellen); die an dem untersuchten Material noch nicht völlig reifen,

---

1) Goebel, Pflanzenbiol. Schild. II, p. 219.

länglichen und, so viel ich zu sehen vermochte, einzelligen Ascosporen hatten eine Länge von 7,5—10 μ und eine Breite von 5—8 μ. — Ausser den Perithecien enthält der Thallus zwischen jenen zerstreut liegende kleinere, etwa 0,08 mm lange und 0,05 mm breite, eiförmige Spermogonien mit sehr kleinen Spermatien.

Auf dem Querschnitt durch den Thallus lassen sich, obwohl diese Flechte ohne Zweifel zu den homöomeren zu rechnen ist, dennoch drei Schichten unterscheiden. Bei schwacher Vergrösserung (Fig. 2) bemerkt man eine peripherische gelblichbraun gefärbte, darunter eine dunklere blaugrüne Schicht, in der die Perithecien liegen, und eine hellere Centralpartie. Bei einer derartigen Vergrösserung erscheint das ganze Bild verschwommen und von einer Differenzirung

Fig. 1. Habitusbild in natürlicher Grösse.

Fig. 2. Thallusquerschnitt mit eingesenkten Perithecien.

Fig. 3. Thallusquerschnitt stärker vergrössert als Fig. 2. Oben ein Perithecium, unten ein Spermogonium getroffen.

in Algen und Hyphen ist noch nichts zu bemerken; erst sehr starke Vergrösserung bringt einigermassen Klarheit in die Strukturverhältnisse. Fig. 3 zeigt etwas schematisirt ein kleines Stück eines Thallusquerschnittes bei stärkster Vergrösserung. Die gelb gefärbte peripherische Schicht besteht aus senkrecht zur Oberfläche verlaufenden gegabelten Hyphen, deren Membranen noch nicht verquollen sind, wie diejenigen im Innern des Thallus. Zwischen diesen gelbbraun gefärbten Hyphenästen liegen dicht an einander gedrängt die zur Gattung Chroococcus gehörenden blaugrünen, von einer dünnen Gallerte

umgebenen Algen, die einen Durchmesser von 2—4 μ erreichen. Weiter nach innen sieht man nur die Lumina der Hyphen (ca. 2 μ Durchmesser), da die Membranen vollständig verquollen sind, und zwischen den Hyphengliedern die Algen in Colonien zu zweien oder vieren, jede umgeben von einer Gallerthülle. In der mittleren helleren Schicht fehlen die Algen fast vollständig und die Hyphen bilden ein wirres Durcheinander; man sieht daher auf dem Querschnitt schief angeschnittene Pilzfäden neben Längs- und Querschnitten. Im Wesentlichen aber verlaufen die Hyphen im Gegensatz zu denjenigen der peripheren Theile in der Längsrichtung des Thallus.

Wenn auch, wie oben erwähnt, die Flechte offenbar zu den homöomeren zu rechnen ist, da eine deutlich gegliederte Rinden- und Markschicht nicht vorhanden ist, so ist der Bau doch ein von den Gallertflechten so verschiedener, dass ich diese Gattung nicht ohne Weiteres im System einzuordnen vermochte; ich muss daher die Entscheidung über diesen Punkt den Lichenologen überlassen.

Um ein möglichst klares Bild vom anatomischen Aufbau zu erhalten, war es nöthig, dünne Mikrotomschnitte herzustellen. Ich bemerke dazu, dass auf gewöhnliche Art (in Alkohol, Toluol und Paraffin) eingebettete Objecte sich nicht schneiden lassen, da der Thallus, ähnlich wie bei Meeresalgen in Toluol vollständig hart und spröde wird. Ich benutzte transparente Glycerinseife als Einbettungsmittel, ein Verfahren, das eine directe Uebertragung von Alkoholmaterial zulässt.

Auf Vorschlag Herrn Prof. Goebels, welcher mir das von ihm gesammelte Material zur Untersuchung übergab, wählte ich den Namen Jenmania nach Herrn G. Jenman, Gouvernementsbotanist in Georgetown, welcher sich um die Flora British Guianas sehr verdient gemacht hat.

Laboratoriumsnotizen.

7. Einige Apparate für physiologische Demonstrationen und Versuche.

Von
A. Hansen.

Ich theile hier die Construction einiger Apparate für die unumgänglichsten physiologischen Demonstrationen mit, in der Annahme, dass dem einen oder anderen Fachgenossen damit gedient ist. Aehnliche Apparate sind ja längst vorhanden und bekannt. Für das eigene Bedürfniss wurde ich aber wesentlich durch deren hohen Preis zu eigenen Constructionen gedrängt. Herr Wilh. Schmidt, Mechaniker in Giessen, hat bei durchaus solider und sauberer Arbeit etwas sehr Preiswerthes geliefert und bietet die Apparate zu den unten genannten Preisen an.

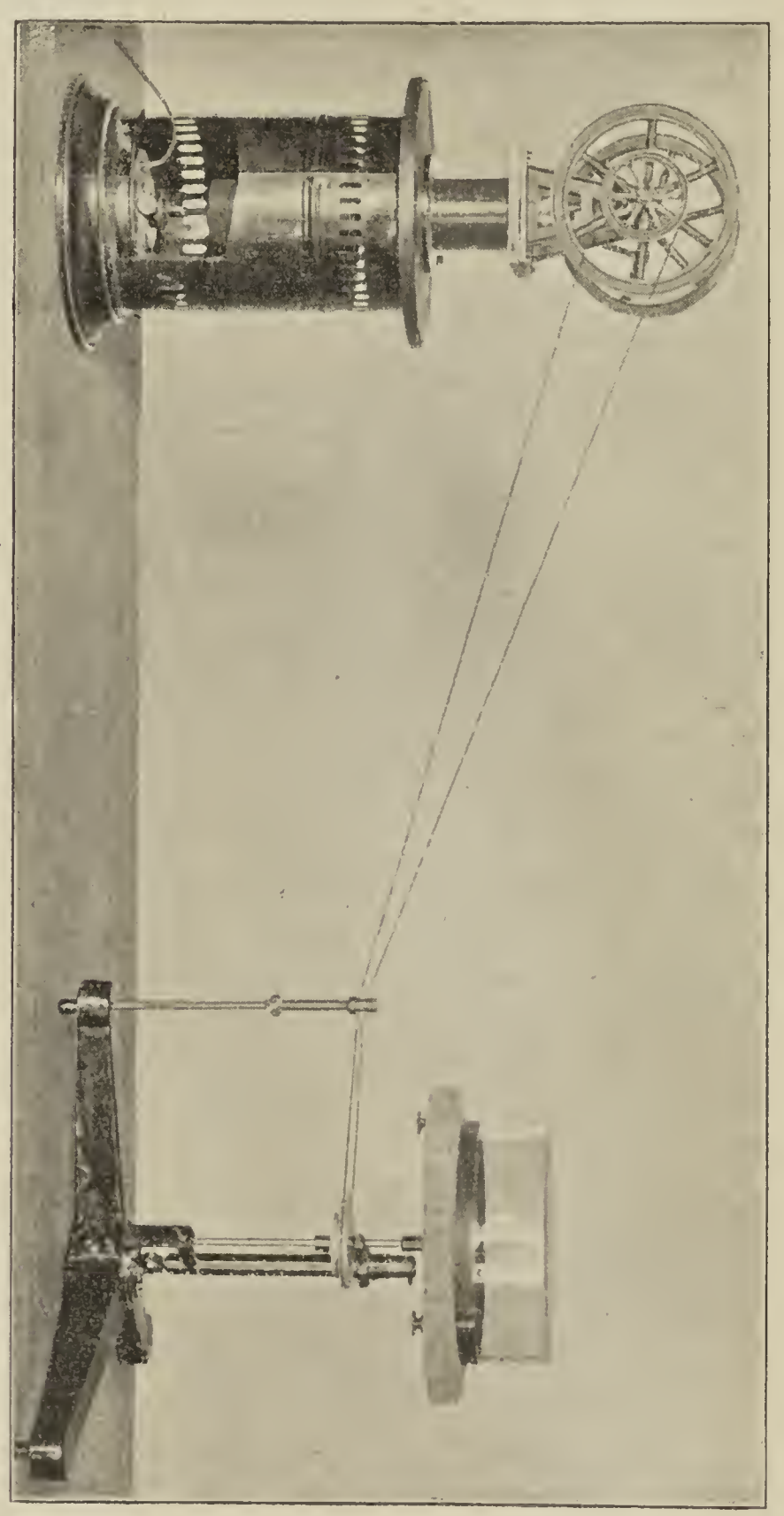


Fig. 1.

1. Centrifugalapparat.

Der Apparat ist für Drehung um verticale und horizontale Axe eingerichtet. Er besteht aus einem schweren Eisenfuss mit Messingsäule, welche die Führungen für die Axe trägt. Diese ist oben mit einer Messingplatte verbunden, auf welche eine Korkscheibe von 20 cm D. aufgeschraubt ist. Die Korkscheibe wird mit einer mit Metallrand

versehenen Glaskammer bedeckt, die an der Korkscheibe befestigt wird. Als bewegende Kraft benütze ich einen kleinen Heissluftmotor. Natürlich kann der Apparat auch durch Wasserkraft oder Electricität getrieben werden. Die Querscheibe wird durch eine Schnur ohne Ende mit dem Motor verbunden. Da die Spirituslampe, welche dem käuflichen Motor beigegeben wird, sehr unvollkommen ist, so wird dem Motor eine besser construirte und ein Gasbrenner beigegeben werden.

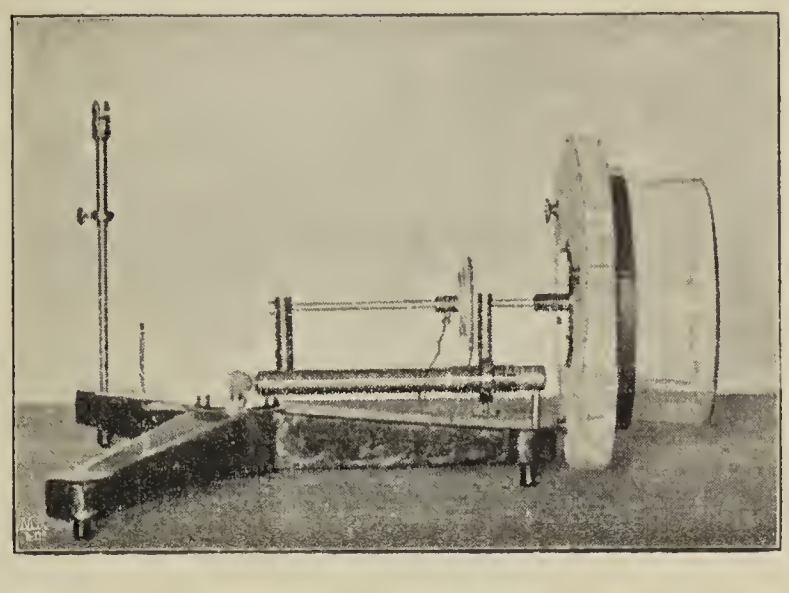


Fig. 2.

Um den Raum in der Glaskammer feucht zu erhalten, wird die obere Glaswand mit feuchtem Fliesspapier belegt und es ist gut, auch die Korkscheibe mit einer Lage feuchten Fliesspapiers zu bedecken.

Die Abbildungen zeigen den Apparat in Verbindung mit dem Motor und den Apparat allein mit umgelegter Axe.

Preis des Apparates 40 Mark.
„ „ Motors 45 „

2. Klinostat mit horizontaler und verticaler Axe.

Für grössere Lasten sind Klinostaten von Pfeffer und Wortmann construirt worden. Mir war es um einen Apparat für geringe Belastung zu thun, der Vielen genügen wird. Der Klinostat kann zur Ausschliessung sowohl geotropischer als heliotropischer Krümmungen benutzt werden. Zur Bewegung dient ein Präcisionslaufwerk mit Ankergang, welches die Axen in einer halben oder ganzen Stunde in Umdrehung versetzt. Auf die horizontale Axe kann eine festzuschraubende Hülse aufgeschoben werden, die durch Kork- oder Brodwürfel durchgesteckt wird. Die Axe kann mit einem in einer niedrigen, viereckigen Blechschale stehenden, mit drei Glasscheiben versehenen Kasten bedeckt werden, um einen feuchten Raum für die Objecte herzustellen. Der Kasten ist etwas grösser als in dem hier abgebildeten Modell. Braucht man für kleine Objecte einen engeren feuchten Raum, so kann man sich diesen leicht selber herstellen. Das Uhrwerk läuft 14 Tage. Der Anker ist mit einem Glasgehäuse bedeckt, welches man öffnet, um nach gänzlichem Ablaufen des Werkes den Anker anstossen zu können. Alle Theile des Klino-

staten sind auf einem mit Stellschrauben versehenen Fussbrett befestigt, so dass Transport und Aufstellung bequem sind (Fig. 3).

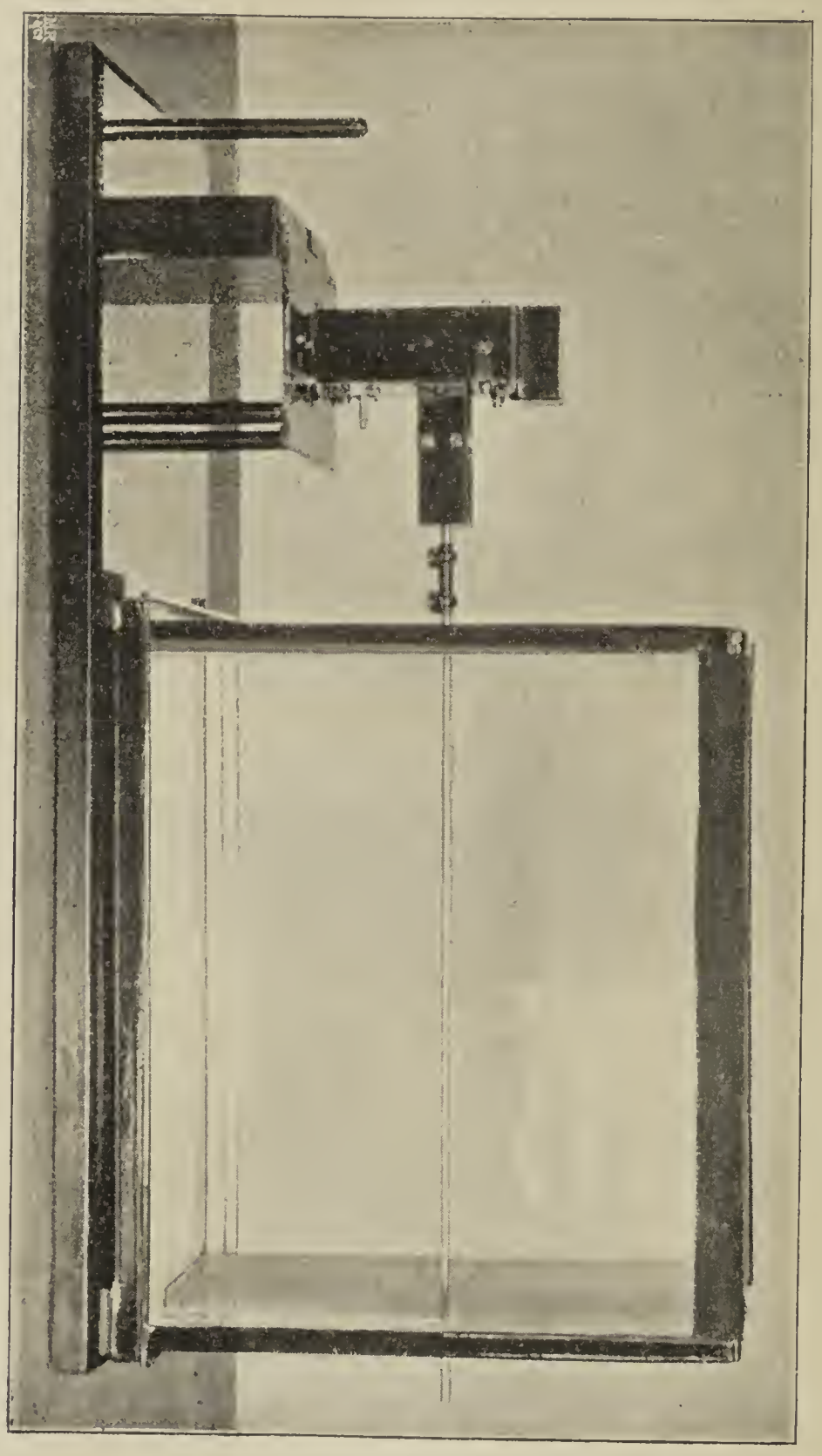


Fig. 3.

Dasselbe Uhrwerk kann zur Drehung einer verticalen mit einem Teller versehenen Axe benutzt werden, indem es umgelegt und ein Teller auf den Zapfen aufgeschraubt wird (Fig. 4). Da die Umdrehung genau in einer Stunde erfolgen kann, so kann der Apparat ausser zur Demonstration des Ausbleibens heliotropischer Krümmungen auch zu Wachsthumsbeobachtungen mit dem Kathetometer benutzt werden. Zu dem Zwecke kann das Uhrwerk mit seinem Fussstücke von dem ganzen Apparat abgenommen werden. Ich habe den Teller absichtlich

nicht grösser als 13 cm Durchmesser herstellen lassen. Braucht man etwa bei Beobachtungen an Phycomyces eine breitere Unterlage,

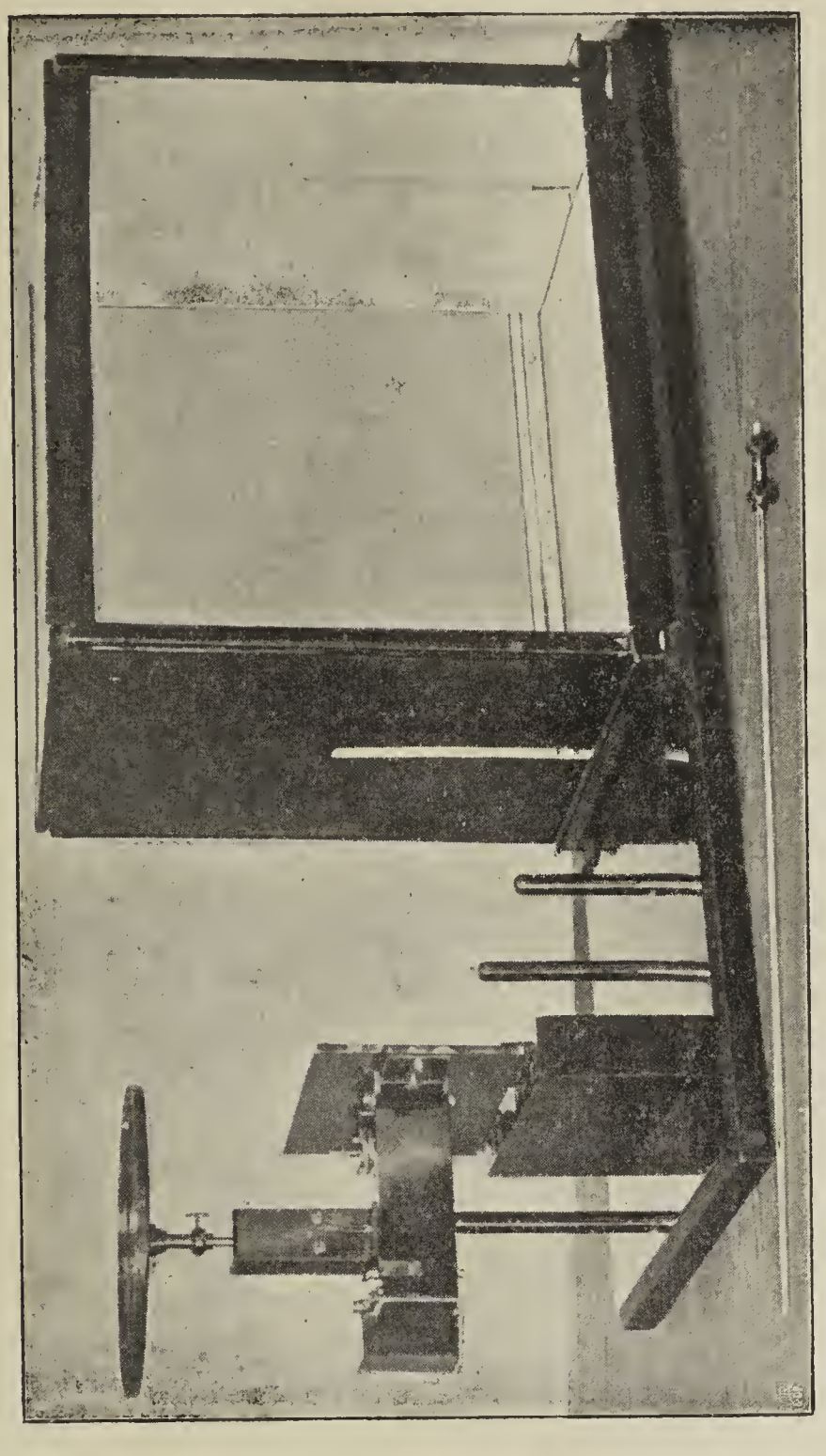


Fig. 4.

um einen feuchten Raum herzustellen, so lässt sich auf den Teller leicht eine Glasplatte auflegen.

Preis des Klinostaten 100 Mark.

3. Waage für Transpirationsversuche.

Die Construction und Aufstellung wird durch die Abbildung genügend erläutert. Die Waage verträgt eine Belastung bis zu 15 kg und ist für 0,5 g empfindlich. Die Säule steht auf einem Holzfuss, dessen Querbrett zugleich zum Arretiren der Schale beim Belasten dient. Eingestellt wird durch Tariren mit Schrot. Die Waage kann auf den Tisch gestellt werden und dann sind die Waageschalen in bequemer Höhe zum Auflegen der Gewichte bei der Wägung des Wasserverlustes.

Stellt man die Waage auf den Boden, so dient ein kleines, oben an die Schalenträger aufzuhängendes Schälchen zur Aufnahme der Gewichte für den Transpirationsverlust.

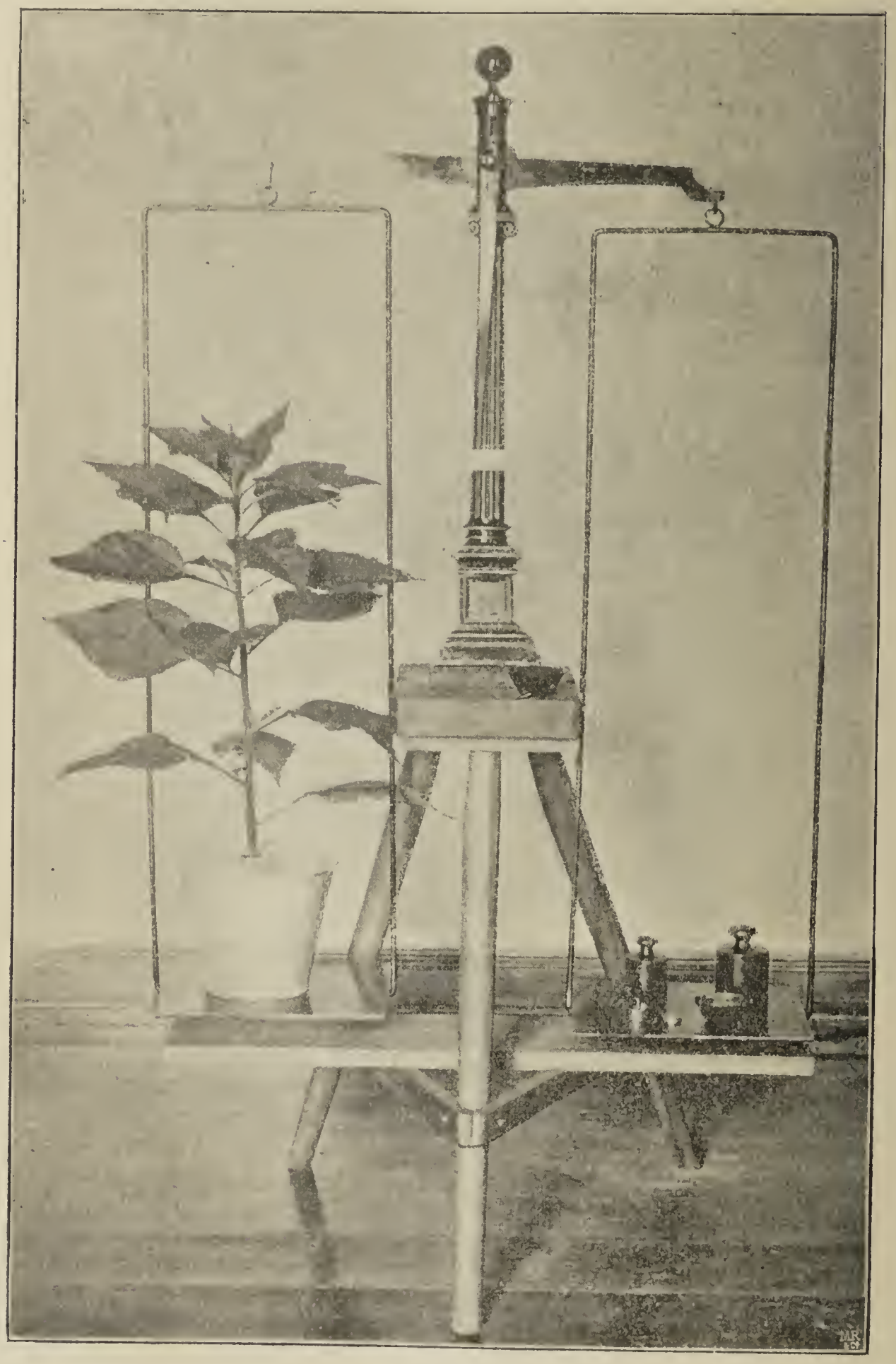


Fig. 5.

Preis der Waage mit Gewichten, 2 Tarirbechern und kleiner Schale: 120 Mark.

Litteratur.

Vorlesungen über Bacterien von **Prof. Dr. Alfred Fischer.** Verlag von Gustav Fischer, Jena 1897. Preis 4 Mk.

Durch seine bekannten Arbeiten auf dem Gebiete der Bacterienkunde hat Fischer wesentlich dazu beigetragen, dass unter Abtrennung der medicinischen Bacteriologie die rein naturwissenschaftliche Bactericnkunde eine fortschreitende Entwickelung nahm. In dem vorliegenden Werke gibt er nun in der Form von Vorlesungen eine zusammenhängende Darstellung alles dessen, was zur Einführung in die Wissenschaft und zur Orientirung des Lernenden nöthig ist.

Nachdem in den ersten Vorlesungen die Morphologie der Bacterien und ferner die Fassung des Speciesbegriffes, die Variabilität der Formen eingehend behandelt worden sind, gibt Fischer einen kurzen Ueberblick über sein System der Bacterien. Es folgen dann mehrere Vorlesungen über die Verbreitung und Lebensweise und über das Verhalten der Bacterien gegen die wandelbaren äusseren Bedingungen physikalischer und chemischer Natur. Endlich folgt in mehreren Abschnitten eine umfassende, von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehende Darstellung der Beziehungen des Stoffwechsels der Bacterien zur Stickstoffassimilation der Leguminosen, zur Nitrification, zu Fäulniss, Gährung und Seuche.

Die speciellen Ansichten Fischer's, welche in den Vorlesungen erneut zum Ausdruck kommen, darf ich wohl bei den Lesern der Flora als bekannt voraussetzen, im Uebrigen sei auf das Buch verwiesen. Fischer's System tritt hier in verkürzter Form auf, da alle die auf Grund theoretischer Erwägungen und dem Schema zu Liebe in Vorschlag gebrachten leeren Gattungsnamen für Stäbchenbacterien fortgelassen sind, von denen Goethe's Wort gilt: „Was man nicht nützt, ist eine schwere Last". Auch bezüglich der Anordnung der Gattungen zu Unterfamilien weist das verkürzte System in der Familie der Bacillaceen gegenüber dem in Pringsheim's Jahrbüchern 1894 gegebenen einige Aenderungen auf, durch die es an Uebersichtlichkeit gewinnt. Zu bedauern bleibt, dass unter denen, die zur Reorganisation der ins Arge gerathenen Bactericnsystematik in erster Linie berufen erscheinen, über die Umgrenzung und Benennung der Gattungen, besonders in der Familie der Bacillaceen, keine Einigkeit besteht. Man kann es wohl Fischer nicht bestreiten, dass im Princip der Form der Sporenstäbchen bei der Gattungsdiagnose eine hervorragende Bedeutung zukommen müsste. Da wir indessen bei einer sehr grossen Zahl von Stäbchenbacterien die Sporenbildung nicht kennen, so bleiben vorerst oder vielleicht überhaupt sehr viele sonst gut bekannte Arten im System Fischer's ohne sichere Stellung. Unter diesen Umständen scheint es mir praktischer, den Gattungsbegriff weiter zu fassen und, wie es Migula gethan hat, nur die morphologischen Merkmale der vegetativen Zelle für die Diagnose zu verwenden. Auf diese Weise würden auch die neuen Gattungsnamen Fischer's in Wegfall kommen, welche — so geistreich auch der Gedanke sein mag, den wichtigsten Theil der Diagnose im Gattungsnamen festzulegen — nur geeignet scheinen, die Verwirrung in der Nomenklatur der Bacterien zu vergrössern. Uebrigens verwendet Fischer selbst im Text seines Buches die neuen Gattungs-

namen nicht; er spricht von einem Bacillus coli, Bacillus subtilis, obwohl er diese Formen zu seiner Gattung Bactridium rechnet u. a. m. Ich halte das für einen Vorzug, der die erwünschte Verständigung wesentlich erleichtert, und der Fischer's Vorlesungen auch denjenigen als ein empfehlenswerthes Lehrbuch erscheinen lassen wird, die seine Ansichten über die Systembildung nicht theilen. Wir können anf jeden Fall einen aus so berufener Feder fliessenden Zuwachs zur bacteriologischen Litteratur nicht anders als mit Freuden begrüssen. Möge das anregend geschriebene Buch, dessen Werth durch zahlreiche Litteraturnachweise und kritische Bemerkungen, sowie durch ein umfangreiches Sachregister noch erhöht wird, allen Lernenden und besonders auch den angehenden Medicinern als eine breitere wissenschaftliche Grundlage für die specielle medicinische Bacteriologie angelegentlichst empfohlen sein. K. Giesenhagen.

Prof. Dr. Hans Molisch. Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena 1897. Verlag von Gustav Fischer.

Vor länger als einem Jahre hat Molisch in den Sitzungsberichten der kgl. Akademie der Wissenschaften zu Wien Bd. 105, Abth. I, eine Arbeit über das Erfrieren von Pflanzen bei Temperaturen über dem Eispunkt veröffentlicht. Die dort mitgetheilten Resultate hat er in dem vorliegenden Werkchen mit neuen Untersuchungen zu einer abgerundeten Studie über das Erfrieren der Pflanzen im Allgemeinen vereinigt, welche mit einer Erörterung über die Theorie des Erfrierens abschliesst.

Im ersten Abschnitte seiner Arbeit beschreibt der Verfasser einen nach seinen Angaben construirten neuen Gefrierapparat für mikroskopische Beobachtungen, der in seinem Constructionsprincip mutatis mutandis an die bekannte Pfeiffer'sche Heizvorrichtung zur Warmhaltung mikroskopischer Objecte während der Beobachtung erinnert. Mit Hilfe dieses Apparates gelang es Molisch, die mikroskopischen Objecte während der Beobachtung im Laboratorium für längere Zeit niederen Temperaturen bis zu 12° C. und darunter auszusetzen. Er beobachtete mit demselben zunächst das Gefrieren von colloidalen Substanzen, Emulsionen und Lösungen und fand als allgemeinstes Resultat, dass beim Gefrieren eine Scheidung des Wassers von den damit vereinigten Substanzen stattfindet. Ganz ähnlich verläuft der Gefrierprocess bei den lebenden Zellen und zwar tritt dabei entweder genau so wie bei den beobachteten todten Substanzen das Eis in Gestalt einzelner rundlicher Körner zwischen einem wabenartigen Netzwerk von zurückgedrängtem, wasserarmem Plasma im Innern des Zellleibes selbst auf oder aber es gefriert das ausgezogene Wasser ausserhalb der dabei plasmolysirten Zelle. Die Temperaturgrade, bei denen das Gefrieren der Zellen eintritt, liegen bedeutend unter dem Nullpunkt der Scala und sind bei den einzelnen Objecten, beeinflusst durch die Form und Grösse der Zelle, durch den Wasser- und Salzgehalt und andere Umstände nicht unwesentlich verschieden. Beim Gefrieren von Geweben können dieselben Erscheinungen beobachtet werden wie bei den einzelnen Zellen und es kann nicht auffallen, dass das Gefrieren und die damit verbundene Schädigung des Zellleibes in den einzelnen verschieden gebauten Zellen eines Gewebes nicht gleichzeitig eintritt. Als besonders resistent gegen die Kältewirkung erwiesen sich die Schliesszellen und Haare mancher Blätter. Sehr eingehend hat der Verfasser die Frage studirt, ob die gefrorene Pflanze erst beim Aufthauen stirbt oder schon während der Einwirkung der Kälte. Er kommt auf Grund zahlreicher

Versuche zu dem Schluss, dass im Allgemeinen der Tod schon während des Gefrierens eintritt. Sehr empfindliche Gewächse warmer Länder können schon durch niedere Temperaturen knapp über Null geschädigt und getödtet werden und zwar kann diese Schädigung durch niedere Temperatur nicht allein auf die Rechnung der durch die Abkühlung des Bodens bewirkten Differenz zwischen Wasserzufuhr und Transpirationsgrösse gesetzt werden; sie tritt bei gewissen Pflanzen auch dann ein, wenn die Transpiration vollständig ausgeschlossen ist. Gestützt auf das reiche Thatsachenmaterial zahlreicher Experimente spricht dann im Schlusscapitel der Verfasser die Ansicht aus, dass der Gefriertod der Pflanze im Wesentlichen auf einen zu grossen Wasserverlust des Protoplasmas zurückzuführen ist, wodurch die Architektur desselben zerstört wird. K. Giesenhagen.

Eingegangene Litteratur.

Areschong F. W. O., Ueber die physiologischen Leistungen und die Entwickelung des Grundgewebes des Blattes (S.-A. aus: Kongl. Fysiografiska Sällskapets i Lund Handlingar. Ny Folg Bd. 8. 1897.

— — Lund's Universitets botaniska Institution 1872—97 (Ur Lunds festskrift med anledning af H. M. Konungens Regeringsjubileum 1897).

Arthur J. C., Formalin for prevention of potato scab (Purdue university agricultural experiment station Bulletin Nr. 65.)

Behrens J., Die Reinhefe in der Weinbereitung. S.-A. aus dem Centralblatt für Bacteriologie, IV. Bd. 1897, Nr. 13/14.

— — Ueber Regeneration bei den Selaginellen. S.-A. aus: Flora 84. Bd.

Berichte über die pharmakognostische Litteratur aller Länder, herausgeg. von der deutschen pharmaceut. Gesellsch. Bericht für 1896.

Burnap Ch. Ed., Notes on the genus Calostoma. Mit 1 Tafel. Bot. gazette. Vol. XXIII.

Cardot J., Mosses of the Azores and of Madeira (from the eighth annual report of the Missouri botanical Garden). Mit 11 Tafeln.

Celakovsky L. J., Ueber die Homologieen des Grasembryos. (S.-A. aus: botan. Zeit. 1897).

Contributions from the U. S. national Herbarium. Vol. V No. 3. (Rose, Studies of Mexican and Central American plants.)

Dingler H., Rückschlag der Kelchblätter eines Blüthenstandsstecklings zur Primärblattform. S.-A. aus: Ber. der Deutschen botan. Gesellsch. Jahrg. 1897, Bd. XV, Heft 6.

Dodge Chas. Richards, A descriptive catalogue of useful fiber plants of the world, including the structural and economic classification of fibers (U. S. Depentment of agriculture, fiber investigations Report No. 9.

Evans Alexander W., A revision of the north American species of Frullania, with fifteen plutes (from transactions of the Connecticut Academy Vol. X, May 1897.

Groom Percy, On the leaves of Lathraea Squamaria and of some allied Scrophulariaccae (Annals of botany Vol. XI, Nr. XLIII, September 1897).

Hansen E. Chr., Biologische Untersuchungen über Mist bewohnende Pilze (die sklerotienbildenden Coprini, Anixiopsis stercoraria mit 1 Tafel). S.-A. aus: Bot. Zeit. 1897, Heft III.

Hansen A., Drogenkunde, ein Leitfaden und Repetitorium für Studium und Praxis. Bonn, Verl. von Hermann Behrens. 1897.

Hauptfleisch P., Julius v. Sachs (S.-A. aus: Münchener medic. Wochenschrift, Nr. 26, 1897).

Hegelmaier F., Zur Kenntniss der Polyembryonie von Allium odorum L. Mit 1 Tafel. Bot. Zeit. 1897, Heft VIII.

Heinricher E., Die grünen Halbschmarotzer 1. Odontites, Euphrasia und Orthanta. (S.-A. a. d. Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXXI, Heft I. Mit 1 Tafel.

Heinricher E., Ueber die Widerstandsfähigkeit der Adventivknospen von Cystopteris bulbifera (L.) Bernhardi gegen das Austrocknen. (S.-A. aus Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1896, Bd. XIV.)

Höck, Grundzüge d. Pflanzengeographie unter Rücksichtnahme auf den Unterricht an höheren Lehranstalten. Mit 50 Abb. und 2 Karten in Farbendruck. Breslau, Verl. von Ferdinand Hirt. Preis 3 Mk.

Mac Dougal D. T., The curvature of roots. Mit 1 Tafel. (Botanical gazette 1897.)

Mededeelingen uit 's Lands plantentuin XX. De dierljike vijanden der Koffiecultuur op Java door Dr. J. C. Konnigsberger Decl I met 6 platen. Batavia 1897.

Müller Fr., Beitrag zur Moosflora des schwäbischen Jura. (S.-A. aus Jahreshefte des Ver. f. vaterl. Naturk. in Württ. 1897).

Noll F., Julius von Sachs †, ein Nachruf. S.-A. aus d. Naturwissensch. Rundschau. Jahrg. XII, Nr. 36 u. 37.

Pfaefflin P., Untersuchungen über Entwickelungsgeschichte, Bau und Function der Nabelspalte und der darunter liegenden Tracheiden-Insel verschiedener praktisch wichtiger Papilionaceen-Samen. Mit 2 Tafeln. Dissert. Bern 1897.

Pflaum F., Anatomisch systematische Untersuchung des Blattes der Melastomaceen aus den Triben: Microlicieen und Tibauchineen. Dissert. München 1897. Mit 1 Tafel.

Schad Ad, Entwickelungsgeschichtl. Untersuchungen über den Malabar-Cardamomen und vergleichende anatomische Studien über die Samen einiger anderer Amomum- und Elettaria-Arten. Dissert. Bern 1897. Mit 3 Tafeln.

Schostakowitsch W., Mucor agglomeratus n. sp. eine neue sibirische Mucorart. S.-A. aus: Ber. d. D. bot. Gesellsch. Bd. XVI.

Scott D. H., On two new instances of spinous roots (S.-A. aus Annals of botany Vol. XI, No. XLII, June 1897).

Schlotterbeck. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte pharmacognostisch wichtiger Samen. Mit 5 Tafeln. Dissert. Bern 1897.

Stahl E., Ueber den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. S.-A. aus bot. Zeit. 1897.

Strasburger E. und Mottier David M., Ueber den zweiten Theilungsschnitt in Pollenmutterzellen (Ber. der D. bot. Gesellsch. 1897, Bd. XV, Heft 6.

— — Das botanische Practicum. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik. Für Anfänger und Geübtere. Zugleich ein Handbuch der mikroskopischen Technik. 1897. Dritte umgearbeitete Auflage. 8^0. 48 Seiten Titel, Vorwort und Inhalt, 740 Seiten Text. 221 Holzschnitte. Preis: brosch. 20 Mk., gebd. 22,50 Mk. Verl. von Gustav Fischer in Jena.

Thaxter R., New or peculiar aquatic fungi 4. Rhipidium, Sapromyces and Araiospora nov. gem. Mit 3 Tafeln. (From botanical gazette. Vol. XXI.)

— — further observations on the Myxobacteriaccae. Mit 2 Tafeln. Ibid. Vol. XXIII.

— — on peculiar Zygomycetes 3. Syncephalastram and Syncephalis. 2 Tafeln. Ib. Vol. XXIV.

Trelease W., Botanical observations on the Azores (from the eighth annual report of the Missouri botanical garden).

Vines S. H., The physiology of pitcher-plants (Repr. from the Journal of the Royal horticultural society).

Voigt Dr. A., Die botanischen Institute der freien und Hansastadt Hamburg. Im Auftrage der Oberschulbehörde, mit 12 Lichtdrucktafeln und 6 Abbildungen im Text. Hamburg. Verl. v. Leopold Voss. 1897.

Webber, Herbert J., The Water Hyacinth and its relation to navigation in Florida (U. S. Department of agricultur division of botany bulletin No. 18.

— — peculiar structures occuring in the pollen tube of Zamia. (Botanical Gazette Vol. XXIII, No. 6, June 1897.) Mit 1 Tafel.

— — The development of the antherozoids of Zamia. (Repr. from the botanical gazette Vol. XXIV, No. 1.

— — Influence of environment in the origination of plant varieties (reprinted from the Yearbook of the Department of agriculture for 1896).

Weber Dr. C., Kritische Bemerkungen zu dem gerichtlichen Gutachten des Herrn Prof. Dr. Wohltmann und Dr. Noll etc. Osnabrück 1897.

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
580.5F C001
FLORA$MARBURG
84 1897
3 0112 009384659